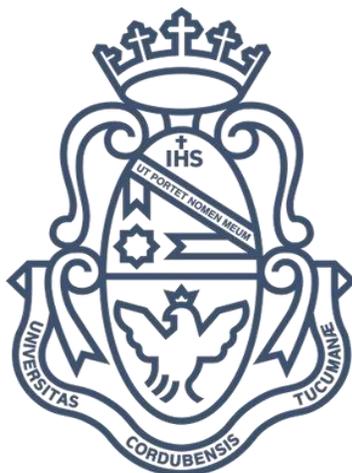


EFRAIN ELIAS FERREYRA TOLEDO



UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES
CARRERA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
TESINA DE GRADO

***Desarrollo termo-dependiente de *Plutella xylostella*,
una plaga agrícola del cinturón verde de la ciudad de
Córdoba***

Director: Mariano P. Grilli

Co-directora: Romina Fachinetti

CREAN: Centro de Relevamiento y Evaluación de Recursos Agrícolas
y Naturales

AÑO 2021

Contenido

1. RESUMEN	2
2. ABSTRACT	4
3. INTRODUCCIÓN	5
4. MATERIALES Y MÉTODOS	15
4.1. Cría de <i>Plutella xylostella</i> en condiciones de laboratorio	15
4.2. Tiempo de desarrollo	18
4.3. Supervivencia	19
4.4. Fecundidad	19
4.5. Fertilidad	21
4.6. Modelado de la tasa de desarrollo	21
5. RESULTADOS	23
5.1. Estimación de la supervivencia y velocidad de desarrollo de los diferentes estados y estadios de <i>P. xylostella</i>	23
5.2. Fecundidad y fertilidad a diferentes condiciones térmicas	26
5.3. Modelado de la tasa de desarrollo de <i>P. xylostella</i> utilizando los parámetros obtenidos en el laboratorio para el rango anual de temperaturas	28
5.4. Cuadro sinóptico de los resultados	31
6. DISCUSIÓN	32
7. CONCLUSIÓN	39
8. AGRADECIMIENTOS	40
9. BIBLIOGRAFÍA	41

1. RESUMEN

Plutella xylostella (Lepidoptera: Plutellidae) es considerada la plaga más nociva de las crucíferas cultivadas en el mundo, ya que ataca un amplio rango de especies silvestres y cultivadas de Brassicaceae, posee una gran capacidad de adaptación a diferentes condiciones climáticas, por lo

que la ha llevado a convertirse en un insecto cosmopolita. En términos económicos puede generar grandes pérdidas en el rendimiento de los cultivos (hasta del 90%), ya sea directa o indirectamente, en toda la cadena de producción. Para su control se han utilizado diversos insecticidas químicos a los que esta especie fue desarrollando resistencia.

Plutella xylostella es un insecto holometábolo; conocer sobre el ciclo de vida de las plagas es de utilidad para los programas de manejo integrado de plagas (MIP). El parámetro más influyente para el desarrollo de los insectos es la temperatura; la mayoría de los insectos no toleran las bajas temperaturas debido a su incapacidad de mantener un equilibrio interno estable de iones de sal y agua en el organismo. Así, se propone como objetivo general determinar el efecto de la temperatura sobre diferentes parámetros biológicos de *Plutella xylostella* en el cinturón verde de la ciudad de Córdoba. Para ello, se colectaron individuos inmaduros en campos de repollo blanco (*Brassica oleracea* var. *capitata*) en el cinturón verde de Córdoba y fueron criados en cajas de Petri hasta llegar a adulto. Éstos se liberaron en jaulas donde había bandejas con plántulas de colza para que ovipongan. Se recolectaron los huevos y se criaron en condiciones controladas de laboratorio, a cinco temperaturas constantes (5°C, 15°C, 23°C, 25°C Y 30°C) con disposición de alimento. Se registraron los tiempos de desarrollo y supervivencia de los diferentes estados (huevo, larva, pupa y adulto). Por último, en un segundo ensayo, se tomaron adultos nacidos en las jaulas de cría para medir la fecundidad y fertilidad y evaluarla mediante un test de comparaciones múltiples. Para el análisis de los datos se utilizó el software Infostat y se ajustaron los modelos de desarrollo mediante el programa "Statistica". Se encontraron diferencias significativas en la supervivencia a distintas temperaturas: a temperaturas intermedias la supervivencia fue óptima a 23°C, a temperaturas bajas y altas, 5°C y 30°C, respectivamente; ninguno de los individuos logró llegar a adulto, la supervivencia a esas temperaturas fue nula. Los resultados demuestran que, tanto para la fecundidad como para la fertilidad, la temperatura de 15° resultó ser óptima, a temperaturas muy altas como 30°C, los valores de fecundidad fueron considerablemente bajos, pero con una tasa alta de fertilidad. A temperaturas bajas (5°C), tanto los valores de fecundidad como los de fertilidad fueron muy bajos. Las relaciones entre las tasas de desarrollo con respecto a la temperatura de los estados de huevo, y Larva 1, ($r = 0.36$, $p < 0,05$ para huevos, y $r = 0,6$, $p < 0,05$ para Larva 1), fueron representadas mediante la función lineal Campbell. Para el resto de los estadios, incluyendo el ciclo completo de los individuos, la misma relación se caracterizó mediante la función Lactin-1.

2. ABSTRACT

Plutella xylostella is considered the most harmful pest of cultivated crucifers in the world, since it attacks a wide range of wild and cultivated species of Brassicaceae, it has a great capacity to adapt to different climatic conditions which has led it to become a cosmopolitan insect. In economic terms, it can generate large losses in crop yields (up to 90%) either directly or indirectly throughout the production chain. Various chemical insecticides have been used for its control, to which this species has developed resistance. *P. xylostella* is a holometabolous insect, that is, it goes through different biological stages during its development: egg, larva, pupa and adult, and knowledge about the life cycle of pests is useful for integrated pest management (IPM) programs. The most influential parameter for insect development is temperature; most insects do not tolerate low temperatures due to their inability to maintain a stable internal balance of salt ions and water in the organism. The general objective was to determine the effect of temperature on different biological parameters of *Plutella xylostella* in the green belt of the city of Córdoba. Immature individuals were collected in fields of white cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata*) in the green belt of Córdoba and were reared in Petri dishes until they reached adulthood. The adults were released in cages containing trays with rapeseed seedlings for oviposition. Eggs were collected and reared under controlled laboratory conditions, at five constant temperatures (5°C, 15°C, 23°C, 25°C AND 30°C) with food available. The development and survival times of the different stages (egg, larva, pupa and adult) were recorded. Finally, in a second trial, adults hatched in the rearing cages were taken to measure fecundity and fertility and evaluated by analysis of variance (ANOVA).

Data analysis will be performed using Infostat software and developmental models will be fitted to determine which one best explains the data obtained. Significant differences were found in survival at different temperatures, at intermediate temperatures survival was optimal at 23°C, at low and high temperatures, 5°C and 30°C respectively, none of the individuals reached adulthood, their survival at these temperatures was null. The results show that, for both fecundity and fertility, the temperature of 15° was optimal. At very high temperatures, such as 30°C, fecundity values were considerably low, but with a high fertility rate. At low temperatures, 5°C, both fecundity and fertility values were very low. The relationships between developmental rates with respect to temperature of the egg, $R=0.36$ ($p\text{-value}=0.003539$) and Larva 1, $R=0.6$ ($p\text{-value}=0.033731$) stages were represented by the linear Campbell function. for the rest of the stages, including the complete cycle of individuals, the same relationship was characterized by the Lactin-1 function.

3. INTRODUCCIÓN

El orden Lepidóptera (del griego “lepis”, escama, y “pteron”, ala) cuenta con casi 120.000 especies, aunque el número estimado alcanza las 255.000 (Heppner, 1991; Scoble, 1992) a nivel mundial y comprende un numeroso grupo de insectos de tamaño variado y diversidad morfológica.

Un Lepidóptero adulto se identifica con facilidad por la presencia de dos pares de alas membranosas cubiertas de escamas aplanadas, y por la presencia de una espiritrompa (García-Barros *et al.*; 2015). En la cabeza presentan antenas con morfología variada y ojos compuestos bien desarrollados. Comúnmente el orden es representado por las mariposas, entre las cuales se destacan las diurnas, aunque la mayoría son especies nocturnas (García-Barros *et al.*, 2015).

Se distribuyen por todas las tierras emergidas del Globo con excepción de las regiones permanentemente heladas. Unas pocas especies (principalmente migratorias) se han encontrado en islas subantárticas (Convey, 2004).

La mayor riqueza de especies de este orden se da en la región Neotropical (más de un 30% de las especies) seguidas por las áreas Oriental y Paleotropical en sentido amplio. La fauna del Paleártico podría suponer cerca de un 16% del total (Heppner, 1991).

Dentro de este orden se destaca la familia Plutellidae principalmente por los daños que causa *Plutella xylostella* a los cultivos de crucíferas en todo el mundo (Talekar & Shelton, 1993). *P. xylostella* es un insecto holometábolo, es decir, pasa por diferentes estados biológicos a lo largo de su vida: huevo, larva, pupa y adulto (Sánchez Martínez *et al.*, 2000) y es conocida vulgarmente como “polilla dorso de diamante” debido al diseño de rombos de colores claros sobre su dorso cuando es adulto.

El lugar de origen de este insecto es discutido, por la presencia de sus parasitoides y las plantas en las cuales hospedan, se mencionan como centros de origen a Europa, Sudáfrica (Kafir, 1998) y China (Liu, 2000). Bujano Y colaboradores (1993) afirman que proceden del mediterráneo, el lugar de origen de las más importantes especies de crucíferas cultivadas y, más recientemente, You y colaboradores (2020) aportan evidencia que sugiere que el origen de esta especie sería el cono sur de América.

Los adultos son individuos pequeños, miden entre 8-10 mm de largo. Presentan en el dorso unas marcas semejantes a rombos, con antenas filiformes (Folcia & Bado, 1996). Su vida como adulto dura, en promedio, 17,05 días; con una variación de +/-5 días dependiendo de las condiciones climáticas en las que se encuentre (Fernández & Alvarez, 1988) (Fig. 1).

De acuerdo a la temperatura y las condiciones ambientales *Plutella xylostella* puede presentar entre 4 y 20 generaciones por año en regiones templadas y tropicales (Fernández & Alvarez, 1988). Su ciclo de vida disminuye con el aumento de la temperatura. Folcia y Bando (1996) encontraron que el ciclo fue de 13 a 36 días a 22°C y de 8 a 10 días a 32°C. Por su parte, Fernández y Álvarez (1988) concluyeron que el ciclo de vida duró en promedio 14 días bajo condiciones naturales de temperatura de 25.5°C y humedad relativa del 73,6%.

La actividad de los adultos es mayormente nocturna. Durante el día se posan a descansar en el envés de la hoja y por la noche los machos, atraídos por las feromonas que liberan las hembras, salen a buscar pareja (Rueda & Shelton, 1996). Los machos se diferencian de las hembras porque presentan sobre el dorso manchas más claras y brillantes (similares a rombos). Luego de la copula, las hembras colocan sus huevos en el envés de la hoja; pueden llegar a poner entre 160 y 360 huevos durante toda la vida, dependiendo de las condiciones ambientales y las temperaturas (Fernández & Alvarez, 1988).

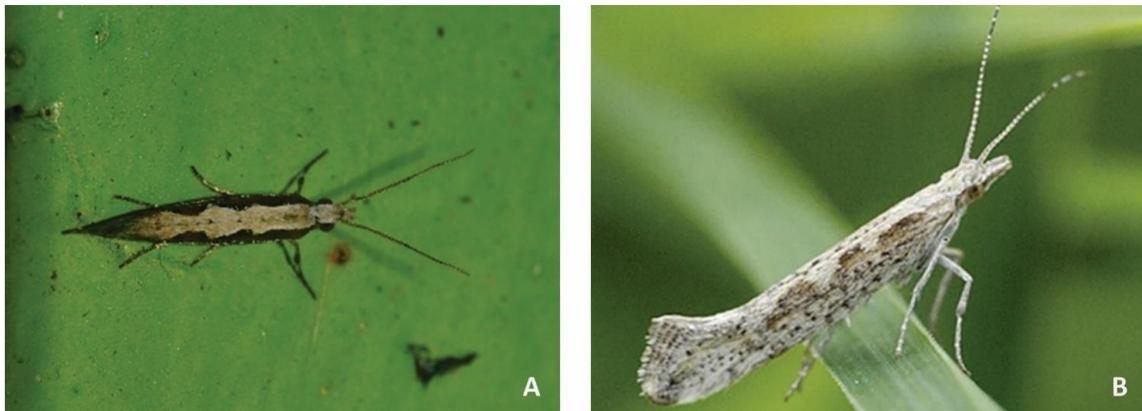


Figura1. A) Adulto macho. B) Adulto hembra de *Plutella xylostella*.

Los huevos puestos por las hembras durante las horas crepusculares son ovalados y aplanados, de color amarillento y, a medida que se desarrolla el embrión dentro del huevo, éste se va oscureciendo (Rueda & Shelton, 1996). Los huevos son depositados de forma aislada o en grupos pequeños en las depresiones del envés de la hoja. La duración desde la colocación del huevo hasta la emergencia de la larva varía según la temperatura del ambiente (Rueda & Shelton, 1996) (Fig. 2).



Figura 2. A y B) Huevos de *Plutella xylostella*

Los estadios inmaduros son los causantes del daño a los cultivos, ya que las larvas se alimentan directamente del parénquima de la hoja provocando una completa remoción del tejido foliar a excepción de las nervaduras (Arias Rivas, 2000).

Plutella xylostella presenta cuatro estadios larvales, pero dependiendo de las condiciones ambientales o de la calidad de la planta hospedadora, algunas larvas pueden presentar más o menos estadios antes de completar el ciclo (Ecole *et al.*, 1999). El tamaño de las larvas varía dependiendo el estado, desde unos 1,2 a 12 mm y la duración para completar todos los estadios lleva entre 10 y 24 días.

Las larvas de primer estadio son ligeramente descoloridas tendiendo al blanco lechoso, con cabeza de color marrón oscuro. Al alimentarse realizan una mina superficial, lo que hace que no pueda detectarse a simple vista (Ecole *et al.*, 1999).

El segundo estadio abandona la mina y las larvas se convierten en defoliadoras ectofitofagas, se alimentan de la epidermis y el parénquima. Producen lo que se llama “daño en forma de ventana”, ya que lo único que dejan de la hoja al alimentarse, es la lámina transparente de la epidermis superior. Este estadio suele presentar cápsula cefálica con manchas oscuras, placa protorácica con dos manchas de color óxido y cuerpo amarillo verdoso (Rueda & Shelton, 1996).

En el tercer y cuarto estadios larvares, las larvas son verde oscuro con cabeza marrón claro, la placa protorácica mantiene el aspecto inicial y presentan numerosos pináculos negros (Ecole *et al.*, 1999). La duración de los cuatro estadios larvares, como se mencionó anteriormente, depende de la temperatura y el cultivo huésped (Talekar & Shelton, 1993).

Las larvas tienen un comportamiento característico, cuando se sienten atacadas se dejan caer sostenidas por un hilo de seda y en otras ocasiones se mueven de manera serpenteante para no ser

capturadas, este es un mecanismo de defensa para evitar ser atacadas por parasitoides (King & Saunders, 1984; Herrera, 1988; Rueda & Shelton, 1996). Este estado es el que causa problemas en los cultivos ya que, aunque las larvas sean muy pequeñas, pueden ser numerosas (Fig 3).

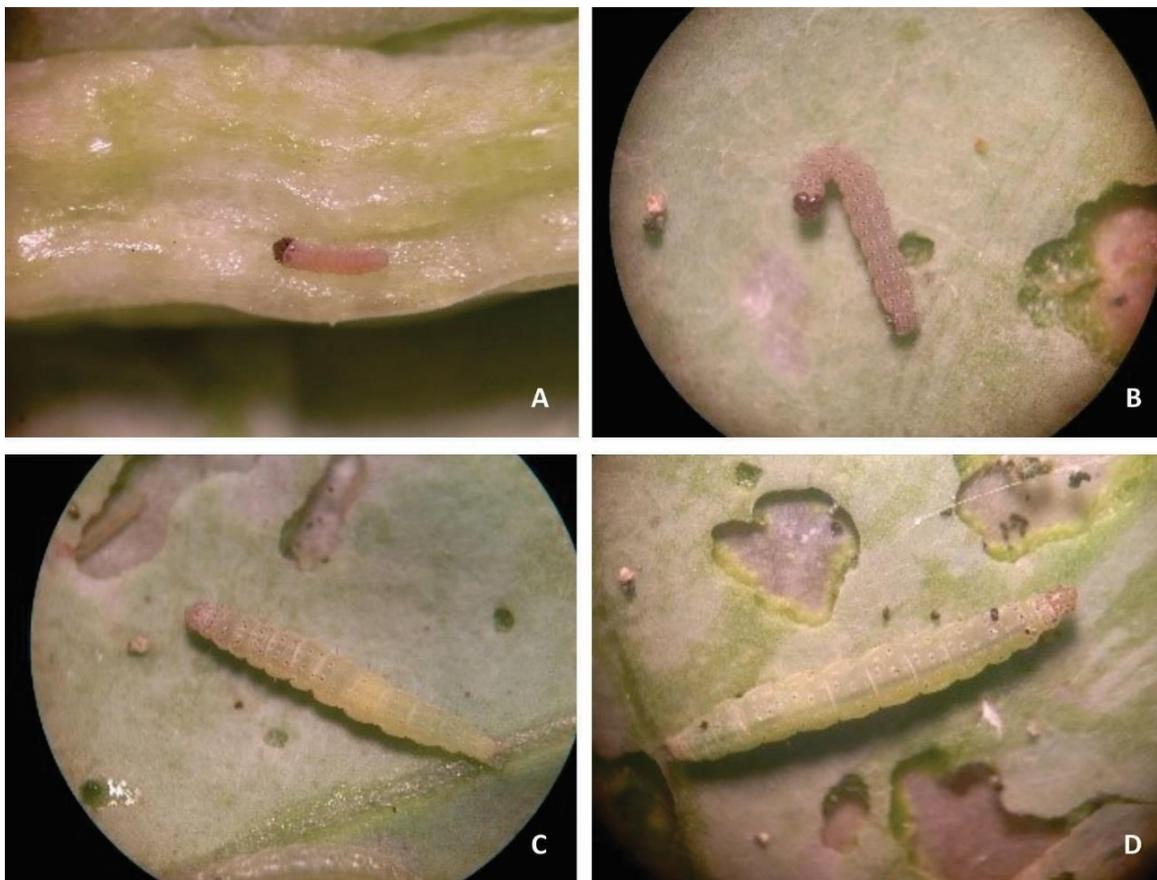


Figura 3. A) Larva de primer estadio. B) Larva de segundo estadio. C) larva de tercer estadio. D) larva de cuarto estadio de *Plutella xylostella*.

Luego del cuarto estadio, la larva genera un capullo de seda de color blanco transparente (incluso puede verse en su interior el individuo) (Fig. 4) y comienza el periodo de pupa. Generalmente presentan una longitud de 7 mm, al principio es de color verde claro y antes de emerger como adulto es color café oscuro (Rueda & Shelton, 1996). La duración de este estado, así como los anteriores varía con la temperatura.



Figura 4. Pupas de *Plutella xylostella*

El factor más influyente para el desarrollo de los insectos es la temperatura; la mayoría de los insectos no toleran las bajas temperaturas debido a su incapacidad de mantener un equilibrio interno estable de iones de sal y agua en el organismo (MacMillan *et al.*, 2015), esto sucede debido a que las bajas temperaturas producen una pérdida de equilibrio en los sistemas de transporte activo, por lo que les resulta incapaces de contrarrestar la fuga pasiva de iones por sus gradientes de concentración a través de las membranas y los epitelios. En resumen, la hemolinfa de muchos insectos es alta en sodio (Na^+) y baja en potasio (K^+) por lo que el sodio tendrá a filtrarse al lumen del intestino o al citoplasma celular, mientras que el potasio se filtra hasta la hemolinfa. A temperaturas benignas, estos movimientos están regulados por la secreción de iones del túbulo de Malpighi, que exige mucha energía por la reabsorción simultánea por parte del intestino posterior; cuando la temperatura disminuye mucho, provocando una fuga de sodio desde la hemolinfa, seguido por el agua por osmosis, lo que determina un aumento de potasio en la hemolinfa que produce una despolarización del potencial de reposo de las células. Esta despolarización puede ser una de las principales causas de la lesión inducida por el frío (MacMillan *et al.*, 2015).

Los insectos, como animales poiquilotérmicos, no regulan su temperatura corporal, sino que acompaña a la de su entorno (Gillott, 2005). Por lo tanto, dentro de ciertos límites, la tasa metabólica es proporcional a la temperatura ambiente. Fuera de estos límites, la tasa de desarrollo (definido como la proporción del desarrollo que se completa cada día a una determinada temperatura), ya no guarda una relación lineal con la temperatura, debido a que ésta causa efectos nocivos sobre las enzimas que regulan el metabolismo (estos límites, los llamados letales superior e inferior), son donde produce la muerte (Gillott, 2005).

Dentro del rango de linealidad, rango donde la tasa metabólica es proporcional a la temperatura ambiente, el producto entre la temperatura y el tiempo requerido para el desarrollo, es conocido como la constante térmica (grados-días) definida como cantidad de calor que se requiere acumular

para completar el desarrollo de un determinado estado. Esta relación se mantendrá incluso cuando la temperatura fluctúe, siempre que estos cambios no excedan el rango de linealidad (Gillott, 2005). Los umbrales de temperaturas mínimos y máximos pueden presentar variaciones entre poblaciones y entre los diferentes estados del desarrollo siendo, además, limitante del consumo y la supervivencia (Girard *et al.*, 2012).

En estos términos, la temperatura es uno de los factores abióticos más importantes que influyen en el desarrollo de los insectos (Sarfranz *et al.*, 2006), principalmente porque afecta parámetros del ciclo vital como la tasa de desarrollo, la longevidad, el retraso pre-reproductivo, la fecundidad (Dixon, 1998) y la fertilidad (Frazer, 1972); como así también, el vuelo y el comportamiento de dispersión (Ahmad, 1988).

Todos los insectos muestran la misma respuesta a la temperatura; existe un umbral inferior por debajo del cual no ocurre la reproducción y/o desarrollo y un umbral superior por encima del cual cesan (Leather, 1995). La fecundidad suele aumentar linealmente entre estos dos umbrales hasta un punto óptimo. El punto de inflexión de la curva está normalmente relacionado con la distribución climática normal del insecto. Por ejemplo, los áfidos de las regiones templadas tienen una temperatura óptima para reproducirse a unos 20 °C, mientras que los de las regiones subtropicales tienen una temperatura óptima para reproducirse y desarrollarse a 25 °C (Dixon, 1998).

Los insectos tienen algunas estrategias para escapar de estos umbrales. Ya sea que se trate de proteínas especiales que actúan como anticongelante en su cuerpo, fluidos corporales enriquecidos con alcohol en lugar de agua, vibraciones musculares o migrando largas distancias a climas más cálidos (Everatt *et al.*, 2015). Todas estas son respuestas que han desarrollado para los problemas biológicos que plantea en este caso, el invierno (bajas temperaturas). Otra de las estrategias es la hibernación. Para sobrevivir a la escasez de alimentos y calor durante el invierno, los insectos tienen su propia versión de una poderosa herramienta, la diapausa (Everatt *et al.*, 2015).

La diapausa es el estado de supresión o reducción de toda actividad metabólica mediado hormonalmente que ocurre de modo específico y en estadios genéticamente determinados y que no es interrumpida aún con una mejora de las condiciones ambientales (Waldauber, 1978). Esto a menudo significa excavar bajo tierra, pero también puede significar encontrar refugio en los troncos de los árboles o debajo de las rocas (Everatt *et al.*, 2015).

Si la polilla del dorso de diamante hace diapausa o hiberna en cualquiera de sus etapas de vida es un tema controvertido. En regiones templadas donde no se cultivan crucíferas durante todo el año, la presencia perenne de la polilla del dorso de diamante ha llevado a varios investigadores a creer que las pupas y/o los adultos hibernan en los restos de la planta huésped durante el invierno. Sin embargo, en ninguno de estos estudios se recolectaron insectos en los meses más fríos y sacados de hibernación (Everatt *et al.*, 2015)

Las temperaturas más cálidas aumentan las tasas metabólicas y de reproducción de los insectos. El tamaño corporal de los insectos es una consecuencia del equilibrio entre el catabolismo (pérdida de energía) y el anabolismo (ganancia de energía) causado principalmente por el aumento de la tasa metabólica. A altas temperaturas el catabolismo consume la mayor parte de la energía disponible y queda poca de esa energía disponible para el crecimiento (anabolismo) (Dixion *et al.*, 1985).

Chambers (1979) demostró que, aunque los áfidos criados a altas temperaturas son pequeños, tienen una mayor tasa de crecimiento (definido como ganancia de peso por unidad de tiempo) que los criados a bajas temperaturas. El tamaño es una consecuencia del efecto relativo de la calidad del alimento y la temperatura sobre las tasas de crecimiento y desarrollo. Un aumento de la calidad del alimento como de la temperatura, se traduce en un aumento de la tasa de crecimiento. Sin embargo, el aumento de la temperatura disminuye desproporcionadamente el tiempo que tarda en alcanzar la madurez (Dixion *et al.*, 1985). En síntesis, a temperaturas altas la tasa de crecimiento es más elevada, el tamaño corporal se reduce y el tiempo en alcanzar la madurez disminuye.

Otro de los factores influyentes en el ciclo de vida y densidad poblacional de los insectos es la planta hospedadora. *Plutella xylostella* se alimenta solo de plantas de la familia Brassicaceae, (insecto monófago). Estas plantas pueden ser herbáceas, anuales, bienales o perennes. Se caracterizan por presentar flores con corola de 4 pétalos en forma de cruz y cáliz formado por 4 sépalos libres, de allí el nombre vulgar de “crucíferas”. Es una familia amplia, que tiene 350 géneros y 3500 especies. Tienen una distribución cosmopolita, pero de origen mediterráneo. (Warwick *et al.*, 2006).

Dentro la familia Brassicaceae, el rango de plantas que se ven afectadas por *P. xylostella* se limita a aquellas que contienen glucosinolatos, los cuales van a estimular la ingesta y la puesta de huevos (You *et al.*, 2013).

Entre las más afectadas teniendo en cuenta especies cultivadas, se encuentra el brócoli (*Brassica oleracea* var. *italica*), la col de Bruselas (*Brassica oleracea* L. var. *gemmifera*), el repollo (*Brassica oleracea* var. *capitata*), el coliflor (*Brassica oleracea* var. *botrytis*), la col china (*Brassica pekinensis*),

el berro (*Nasturtium officinale*) y algunas malezas hospedadoras (Mora Padilla & Vamosy, 1990; Sarfraz *et al.*, 2006; Mahmoudvand *et al.*, 2009).

También se alimenta de numerosas crucíferas consideradas malezas, pero sólo en ausencia de plantas cultivadas. Estas plantas, como hospedadoras, son muy importantes para estos insectos, ya que ayudan al mantenimiento de las poblaciones cuando aún no ha comenzado la época de cultivo (Mora Padilla & Vamosy, 1990; Sarfraz *et al.*, 2006; Mahmoudvand *et al.*, 2009; Rueda y Shelton, 1996). Entre las malezas hospedadoras se puede mencionar a *Arabis glabra*, *Barbarea stricta*, *Barbarea vulgaris*, *Brassica kaber* (*Sinapis arvensis*), *Bunias orientalis*, *Capsella bursapastoris*, *Cardamine amara*, *Cardamine cordifolia* (Talekar & Shelton, 1993).

Como se mencionó anteriormente, estos insectos tienen preferencia por aquellas Brassicaceas que contienen glucosinolatos ya que evolutivamente muchos herbívoros están adaptados a alimentarse de un determinado grupo de plantas que se encuentran genética y bioquímicamente relacionados, y *P. xylostella* no es una excepción (You *et al.*, 2013). Esto se debe a que durante millones de años han coevolucionado juntas permitiendo que genéticamente se adapten a un solo grupo de plantas (You *et al.*, 2013).

Existe un conjunto de genes que están preferencialmente expresados en estadios larvales, siendo muchos de ellos los que posibilitan esa adaptación específica de *P. xylostella* a las Brassicaceas. Entre estos genes podemos mencionar a los que están implicados en el metabolismo del sulfato como los que codifican la síntesis de glucosinolato sulfatasas, que le permiten alimentarse, ya que transforman el glucosinolato (compuesto que contribuye a la defensa de la planta frente a insectos y patógenos) en desulfoglucosinolato (impidiendo la formación de productos tóxicos de hidrólisis) (You *et al.*, 2013).

En conclusión, *Plutella xylostella* dispone de una batería de genes y alelos adaptados a las diversas y ubicuas toxinas que las crucíferas, que como plantas hospedadoras, han desarrollado frente a esta y otras especies, y es debido a esta capacidad de respuesta rápida a estrés ambiental y a daño genético, que le han permitido a *Plutella xylostella* convertirse en una plaga a escala mundial (You *et al.*, 2013).

Antes del uso de insecticidas sintéticos, introducidos a finales de los años 1940, *P. xylostella* no se consideraba una plaga. Ya a mediados de los años 1950, el uso indiscriminado de estos insecticidas sintéticos terminó por eliminar a sus enemigos naturales (You *et al.*, 2013). Lo que hizo que se incrementara aún más el uso de estos insecticidas, dando como resultado resistencias eventuales a

insecticidas y fallas en el control de plaga. Indirectamente se estaban seleccionando positivamente aquellos individuos que presentasen resistencia a insecticidas (You *et al.*, 2013).

En 1953, la polilla dorso de diamante se convirtió en la primera plaga de cultivos en el mundo en desarrollar resistencia al diclorodifenil-tricloroetano (DDT), y ahora en muchos países se ha vuelto resistente a todos los insecticidas sintéticos utilizados contra ella. Además, *P. xylostella* tienen la distinción de ser los primeros insectos en desarrollar resistencia en el campo a las bacterias insecticida *Bacillus thuringiensis* (Talekar & Shelton, 1993).

Por otra parte, existen trabajos que señalan la capacidad que tiene de migrar largas distancias, pero no hay registro de migración de ninguno de sus parasitoides (Talekar & Shelton 1993). Esto hace que su capacidad de adaptación sea aún más favorable para ellas.

En términos económicos puede generar pérdidas en el rendimiento de los cultivos de crucíferas hasta del 90%, con un promedio del 75% (Alam 1990). Aparte de los daños directos, también produce daños indirectos en toda la cadena de producción. Por ejemplo, en México, donde la producción de brócoli (*Brassica oleracea* var. *italica*), y coliflor (*Brassica oleracea* var. *botrytis*) se destina principalmente a exportación, esta plaga afecta de forma indirecta a los productores, ya que no disminuye su rendimiento, pero si contamina el producto comercial que se cosecha, lo que limita o restringe su comercialización (Bujanos Muñiz *et al.*, 2013).

El 38% de los costos de producción de los principales cultivos de Brassicaceas en India y el 49% en las Filipinas, se deben a las medidas de control para mitigar los daños producidos por *P. xylostella*. En el año 1997 un brote en California, EE.UU, provocó una pérdida estimada en más de 6 millones de dólares (Sances, 1997).

Aunque en Argentina no se registran publicaciones donde se muestren datos sobre pérdidas que ocasiona esta plaga, se estima que la situación es similar a la observada en otras partes del mundo, debido a que los costos anuales para el control de este lepidóptero mediante plaguicidas son muy elevados (Talekar & Shelton, 1993).

Debido a que en el cinturón verde de la ciudad de Córdoba es donde se produce la mayor actividad hortícola de la zona, entre ellas la producción de crucíferas, conocer cómo la temperatura afecta a las poblaciones de *Plutella xylostella* en esta área es esencial para planificar su manejo, ya que nos permitirá predecir el tiempo de desarrollo, reproducción y dispersión (Roy *et al.*, 2002; Folcia & Bado, 1998).

El clima de la ciudad de Córdoba es templado moderado con cuatro estaciones bien definidas, con inviernos secos no muy fríos y veranos húmedos y calurosos. Debido a su ubicación mediterránea, las amplitudes térmicas son marcadas. En enero, el mes más cálido del verano, la máxima media es de 31 °C y la mínima de 17 °C. Por otra parte, en julio, las temperaturas medias son de 19 °C de máxima y 4 °C de mínima (Servicio Meteorológico Nacional, 1992). Esta información sería de gran utilidad para pronosticar picos de abundancia eventuales de la plaga, estimar las fechas para la aplicación de insecticidas y programar el tiempo de cosecha de los cultivos para minimizar su daño. Conocer la dinámica y los factores que afectan el desarrollo de las plagas es de utilidad para los programas de manejo integrado (MIP) (Nicholls *et al.*, 2004). Esta información, junto a los métodos de control disponibles, se utiliza para poder desarrollar e implementar estrategias de manejo sustentable y, de esta forma, disminuir el daño económico y el riesgo para las personas y el ambiente (Bujanos Muñiz *et al.*, 2013; Prédés *et al.*, 2008; Rueda & Shelton, 1996). Para ello es necesario la integración del conocimiento sobre la biología y ecología de la especie con los instrumentos de apoyo a la toma de decisiones de manejo de la plaga (Fava *et al.*, 2010; Lietti *et al.*, 2014).

Sobre esta base, se propone como hipótesis que el incremento de la temperatura dentro del rango observado en la ciudad de Córdoba aumentará la supervivencia y acelerará el metabolismo de especímenes de *Plutella xylostella* de las poblaciones del cinturón verde de Córdoba hasta llegar a un umbral letal superior.

De esta hipótesis se desprende como predicción que la velocidad de desarrollo y la supervivencia de individuos de *P. xylostella* colectados del cinturón verde de la ciudad de Córdoba serán mínimas a 5 y a 30 °C; siendo óptima entre los 20 y 23 °C. Para poner a prueba esta hipótesis, se propone como objetivo general **determinar el efecto de la temperatura sobre diferentes parámetros biológicos de *Plutella xylostella* en el cinturón verde de la ciudad de Córdoba.**

Con el fin de cumplir con el objetivo general, se plantean los siguientes objetivos específicos:

- Determinar la supervivencia y la velocidad de desarrollo de *P. xylostella* en cada etapa de su ciclo dentro del rango de temperaturas del cinturón verde de la ciudad de Córdoba.
- Describir la fecundidad y fertilidad de *P. xylostella* a diferentes condiciones térmicas.

- Modelar la tasa de desarrollo de *P. xylostella* utilizando los parámetros obtenidos en el laboratorio para el rango anual de temperaturas observadas en el cinturón verde de la ciudad de Córdoba.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Cría de *Plutella xylostella* en condiciones de laboratorio

Los individuos iniciales de la cría se obtuvieron de tres sitios del cinturón verde de la ciudad de Córdoba (Fig. 5). En cada sitio se seleccionaron lotes de repollo blanco (*Brassica oleracea* var. *capitata*), de los cuales se colectaron mediante un pincel, las larvas y pupas de *Plutella xylostella* de 30 plantas (Figs. 6 y 7). Una vez llevados al laboratorio, los individuos (larva o pupa), fueron colocados individualmente en una caja de Petri en cámaras de ambiente controlado a 23 °C, 60 % de humedad y un fotoperíodo de 16:8 horas (Luz:Oscuridad) (Fig. 8). Estos individuos se mantuvieron en las cámaras hasta que se desarrollaron como adultos.

Para realizar los experimentos se utilizaron individuos de la segunda generación criados en laboratorio mantenidos sobre plántulas de colza sembradas en bandejas dentro de las cámaras de ambiente controlado a 23 °C (Fig. 9).

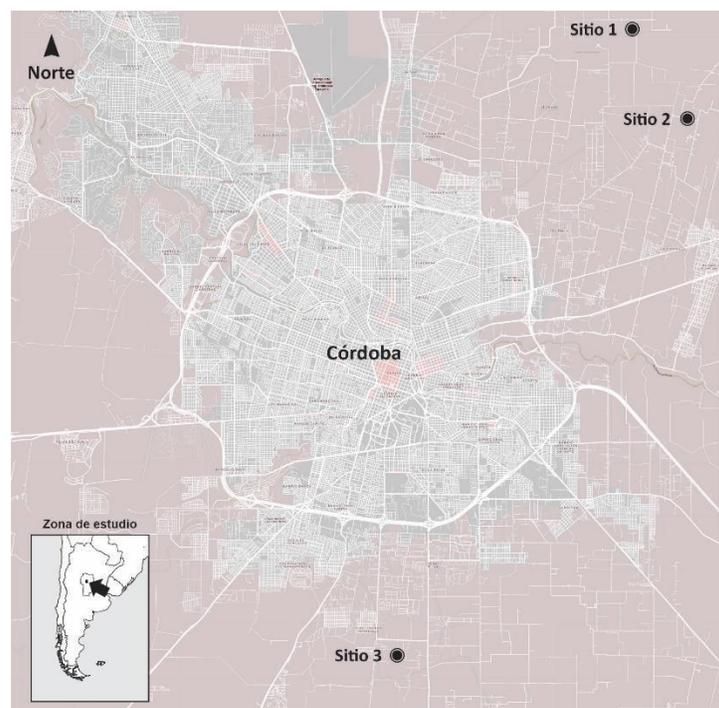


Figura 5. Imagen del área de estudio en la provincia de Córdoba, Argentina. Los puntos (señalados como sitios 1, 2 y 3) indican los campos donde se colectaron los insectos para la cría en laboratorio.



Figura 6 y 7. Sitios de recolección de larvas y pupas a campo.



Figura 8. A) cámara de cría. B) Configuración de temperatura, humedad y fotoperiodo de las cámaras de cría.



Figura 9. Bandejas sembradas con colza.

A todas las larvas (generación 0 y posteriores) se les aseguró la disposición de alimento hasta llegar al estado de pupa y, una vez llegado este estado, se las agrupó en conjuntos de 10 pupas por caja de Petri con el objetivo de llevar un conteo de individuos (Fig. 10).

Los adultos recién obtenidos de la cría se colocaron en jaulas de tela de 38 cm de largo, 24 cm de alto y 25 cm de ancho en las mismas condiciones de temperatura, humedad y fotoperiodo. Un algodón embebido con solución azucarada (azúcar 10% v/v) en un recipiente sirvió como alimento para los adultos y bandejas con plántulas de colza fueron provistas para que ovipongan. (Fig. 11).



Figura 10. Pupas de *Plutella xylostella* dispuestas en cajas de Petri.



Figura 11. Jaulas de cría de adultos de *Plutella xylostella*.

4.2. Tiempo de desarrollo

De las plántulas de colza dispuestas en las jaulas de los adultos, se recolectaron huevos que se colocaron de forma individual en cápsulas de Petri con un pequeño trozo de repollo como alimento, con el fin de poder hacer un seguimiento a cada individuo. Si bien los huevos son muy frágiles, esta técnica ya ha sido aplicada y resulta efectiva a la hora de realizar dichos ensayos (Espinoza Gavilanez, com. Pers.). Cada grupo de huevos (al menos 200 individuos) se consideró un tratamiento que se mantuvo en las cámaras de ambiente controlado a 5 temperaturas constantes: 5, 15, 23, 25 y 30 °C, en donde se realizó el seguimiento del desarrollo de los huevos e inmaduros hasta la emergencia de los adultos. Se determinó el tiempo (en días) que duró cada estado de desarrollo en cada condición de temperatura constante.

El tiempo de desarrollo del estado de pupa concluyó con la emergencia del adulto y el desarrollo del estado adulto terminó con su muerte. A partir del número de días de cada estado/estadio de desarrollo se obtuvo la tasa de desarrollo ($1/\text{número de días}$).

Para el estado larval se registró la velocidad de desarrollo de cada uno de los estadios, evidenciado por la muda, que señaló el paso al siguiente estadio (Fig. 12).

Este pasaje de un estadio a otro se determinó por la presencia de la exuvia de la cápsula cefálica, debido a la dificultad de detectar y observar dichas exuvias en los primeros estadios, se complementó esta técnica tomando las medidas longitudinales de cada larva y observando las características físicas de cada estadio para verificar que la larva mudó según las características señaladas por Ecolé y colaboradores (1999).



Figura 12. Observación del cambio de muda, la flecha señala la exuvia de la cápsula cefálica.

4.3. Supervivencia

Para cada temperatura se registró en cada estado y estadios larvales la cantidad de individuos vivos, muertos y censurados (individuos que se perdieron y/o que permanecen en el mismo estadio indefinidamente) que pasan al siguiente estado de desarrollo. Los datos de supervivencia fueron tabulados y analizados por medio del Test de Kaplan-Meier (Altman, 1991) con el software r-Medic (Mangeaud, 2018).

4.4. Fecundidad

Para medir la fecundidad se colocaron parejas de adultos recién emergidos de pupas obtenidas de la cría de la población que se tenía como base, se seleccionaron una hembra y un macho vírgenes y se colocaron en un frasco con un disco de hojas de repollo de 4 cm de diámetro cortados con un sacabocado de acero, para que copulen y las hembras ovipongan (Fig. 13).



Figura 13. Saca bocado y discos de repollo utilizados para contabilizar huevos.

En la boca del frasco de vidrio se colocó una tela como tapa para permitir el flujo de aire, sujetado con una banda elástica para facilitar la apertura y cierre del frasco (Fig. 13).

Los discos de repollo se reemplazaron diariamente y se contabilizaron todos los huevos depositados durante 24 horas y este procedimiento se realizó hasta la muerte de la hembra (Fig. 14). Las parejas se mantuvieron en cada tratamiento térmico (40 parejas por tratamiento) y cada recipiente fue individualizado indicando la temperatura y número de pareja (Fig. 14).

La fecundidad a cada temperatura se determinó mediante la comparación de la cantidad de huevos depositados por cada hembra en las diferentes temperaturas mediante pruebas de Kruskal-Wallis, debido a que no se cumplió el supuesto de normalidad de los errores.

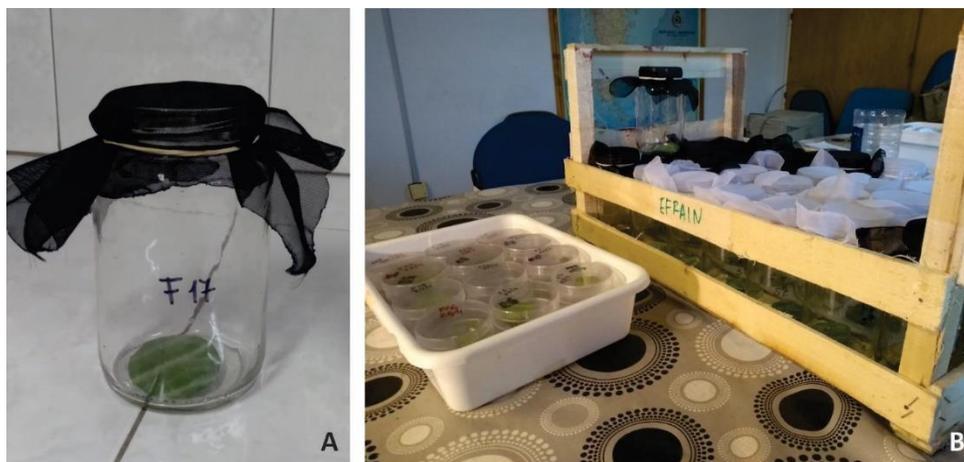


Figura 14. Frascos donde se dispusieron los adultos para el ensayo.

4.5. Fertilidad

Del total de huevos encontrados en los experimentos de fecundidad, se registró la proporción de huevos fértiles colocados en el disco de repollo en la caja de Petri. Para evitar el desecamiento de los huevos y facilitar la eclosión se colocó un trozo d20/e algodón húmedo en cada caja de Petri de acuerdo a la técnica empleada por Girard y colaboradores (2012). Se consideraron huevos fértiles a aquellos que eclosionaron y se pudo observar la larva, de lo contrario se los contabilizó como infértiles.

Los promedios de huevos fértiles por hembra para cada temperatura, fueron comparados mediante el método no paramétrico de Kruskal-Wallis, debido al incumplimiento del supuesto de normalidad de los errores.

4.6. Modelado de la tasa de desarrollo

Se ajustaron modelos de desarrollo para determinar cuál fue el que mejor explicó los datos obtenidos, a fin de predecir el desarrollo de *Plutella xylostella* según la temperatura.

Para ello, se utilizarán los siguientes modelos:

- 1) Lactin 1: $rT = e^{aa*T} - e^{aa*Tmax - \frac{Tmax-T}{deltaT}}$ (Lactin *et al.*, 1995).
- 2) Briere-1: $rT = aa * T * (T - Tmin) * (Tmax - T)^{\frac{1}{2}}$ (Briere *et al.*, 1999).
- 3) Briere-2: $rT = aa * T * (T - Tmin) * (Tmax - T)^{\frac{1}{bb}}$ (Briere *et al.*, 1999).
- 4) Campbell: $rT = aa + bb * T$ (Campbell *et al.*, 1974).
- 5) Taylor-81: $rT = Rm * e^{-\frac{1}{2} * (\frac{T-Tm}{To})^2}$ (Taylor, 1981).
- 6) Logan tipo III: $rT = phi * (e^{bb*T} - e^{bb*Tmax - \frac{Tmax-T}{deltaT}})$ (Logan *et al.*, 1976).
- 7) Logan-10: $rT = alpha * (\frac{1}{1 + cc * e^{-bb*T}} - e^{-\frac{Tmax-T}{deltaT}})$ (Logan *et al.*, 1976).

Estos modelos son de utilidad para predecir con fiabilidad la evolución estacional de los insectos como herramientas en el manejo integrado de plagas (MIP) (Marco, 2001). El ajuste de los diferentes modelos se realizó con el software Statistica (StatSoft. Inc., 2011).

5. RESULTADOS

5.1. Estimación de la supervivencia y velocidad de desarrollo de los diferentes estados y estadios de *P. xylostella*

La temperatura afectó significativamente la sobrevivencia de los individuos. Existe una caída importante en la sobrevivencia en los primeros estadios de desarrollo (huevo, larva 1 y larva 2) independientemente de la temperatura, por lo cual, son los que tienen una mayor mortalidad.

A 5 y 30 °C los individuos no llegaron a completar su ciclo, acumulando una mortalidad del 100% en el estadio Larva 3. Si bien en todas las temperaturas se registraron diferencias significativas en el desarrollo de los individuos, sólo a temperaturas intermedias (15, 23 y 25 °C) lograron completar el ciclo y llegar a adulto. El mayor porcentaje de adultos se observó a 23 °C, donde un 24.6% de los individuos lograron completar el ciclo y llegar a adultos. Le siguieron en orden los individuos criados a 25 °C (10.7%) y 15 °C (5.3%) (Fig. 15).

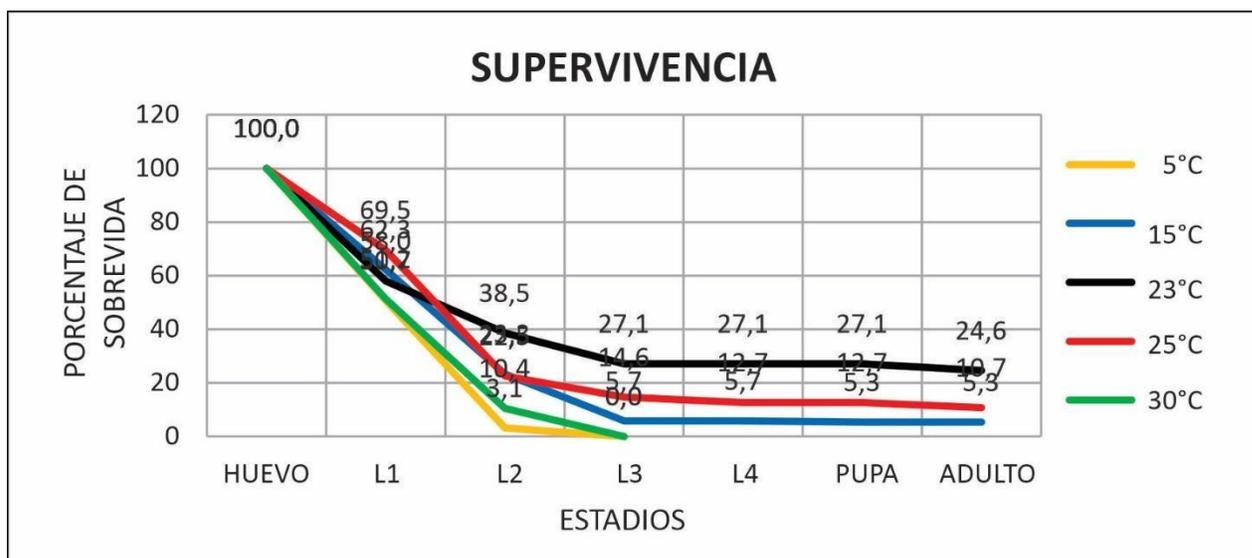


Figura 15. Variación del porcentaje de sobrevivencia de los distintos estados y estadios a lo largo de todo el ciclo de vida a diferentes temperaturas.

La temperatura afectó el tiempo de desarrollo de *Plutella xylostella*. En el estado huevo, el promedio más alto en tiempo de desarrollo se observó a 5 °C, con 7.5 ± 0.5 días. A 15 °C el tiempo promedio de desarrollo se registró fue de 4.2 ± 0.2 días. Para el resto de las temperaturas, 23, 25 y 30 °C, las medias fueron 1.8, 2.2 y 1.7 (± 0.1) días, respectivamente; lo que indica que a altas temperaturas, el tiempo para pasar al siguiente estadio larval (larva 1) es menor.

En el estado de larva los promedios en días para cambiar de estadio son bajos, entre 0.8 a 4.3 (± 0.2) días (Fig. 16). El pasaje de pupa a adulto solo ocurrió en las temperaturas medias (15, 23 y 25 °C). La media máxima de días se registró en la temperatura de 15 °C, con un tiempo de desarrollo de 10.7 ± 1.2 días.

En el estado adulto, el aumento de la temperatura también afectó la velocidad de desarrollo. A 5 °C el desarrollo de los adultos fue de 16.7 ± 1.09 días. A 15 °C fue de 7.7 ± 0.45 , a 23 °C se registraron 5.6 ± 0.25 días, a 25 °C el estado adulto duró 5 ± 0.35 días y, finalmente, a 30 °C se registraron 3.5 ± 0.23 días, siendo la más baja (Fig. 16).

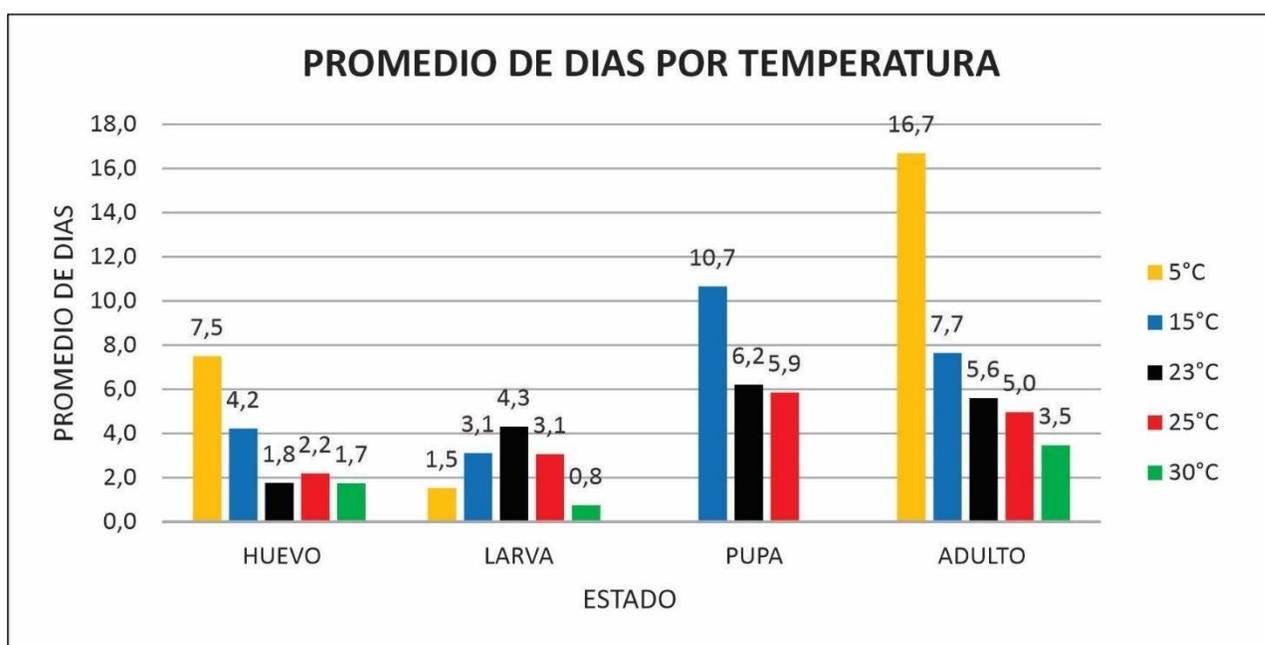


Figura 16. Promedio de días de desarrollo de cada estado para diferentes temperaturas.

El análisis de Kaplan-Meier mostró que existe una diferencia significativa en la sobrevivencia de *P. xylostella* entre las diferentes temperaturas.

A 30 °C el 50% de su población muere antes de los 4 días y el 100% de los individuos murieron antes de los 6 días en el estadio larval 3. A 15 °C el tiempo para completar el ciclo es el más prolongado, tardando más de 40 días desde el estado de huevo hasta llegar a adulto. Por otra parte, a 23 °C se encuentra el valor más alto de sobrevivencia. A 5 °C no hubo individuos que llegaran a adulto, pero los individuos en este tratamiento llegaron a sobrevivir hasta más de 30 días.

Independientemente de la temperatura a la que los individuos se mantuvieron, existen diferencias significativas en la sobrevivencia entre los estadios dentro de cada una de las temperaturas analizadas

($p < 0,05$). A 5°C, en el estadio huevo, el tiempo para completar su ciclo es largo, llegando hasta los 19 días. En el estadio larva 1 la probabilidad de sobrevivida es baja, decae a un 40% al segundo día, al octavo día la probabilidad de sobrevivir es casi nula. En el estadio de larva 2, solo lograron sobrevivir 4 días como máximo, aunque ninguno logro pasar al siguiente estadio (fig. 17 B).

A 15°C, en el estadio huevo la probabilidad de sobrevivida llega a un 50% a los 7 días y decae hasta el día 9, en ese día la probabilidad es de 10%. En el estadio larva 1 tiene un nivel de sobrevivida mínimo de 15% desde los 8 días, pero aun a esos días hay individuos que pasan al siguiente estadio incluso en el día 14. En el estadio larva 2, presenta una curva similar a la de larva 1 pero presenta una mayor probabilidad de sobrevivida (23.6%). Los individuos que pasaron al estadio larva 3 todos (menos un individuo en larva 4), lograron llegar a adulto, por lo que a partir de ese estadio la probabilidad de sobrevivida y llegar a adulto es de un 100%. El estado adulto tuvo muestra una sobrevivida del 100%, pero de solo un día (Fig. 17 C). Eso es así debido a que los individuos eran retirados del ensayo a las 24 hs de haber llegado a adulto (Fig. 17 C)

A 23°C, la probabilidad de sobrevivida de los huevos cae un 50 % a partir del segundo día, y continúa decreciendo hasta una probabilidad de sobrevivida de cero a los 8 días. En el estadio larval 1 el 60% de los individuos pasan al siguiente. En el estadio larva 3 la sobrevivida es de un 85%, en el estadio larval 4 la probabilidad de sobrevivida es del 100 %. El 85% de los individuos que lograron llegar a pupa terminaron su desarrollo como adultos (Fig. 17 D).

A la temperatura de 25°C, en el estado de huevo tiene una alta probabilidad de sobrevivida en los primero 4 días, pero luego decae bruscamente. De los estadios larvales el estadio larva 1 tiene menor porcentaje de sobrevivida ya que al 2° día tiene un porcentaje de sobrevivida del 45%. En el estadio de larva 2 el tiempo para completar el desarrollo es mayor que a larva 1 al igual que la sobrevivida. En el estadio larva 4 la sobrevivida es de un 50%. Los individuos se desarrollan y llegan a pupas, tienen una probabilidad de un 100 % de llegar a adultos (Fig. 17 E).

En la temperatura de 30°C el estadio huevo es el que mayor porcentaje de sobrevivida tiene, el 50% de los individuos sobreviven al menos 3 días, pero a pesar de esto, en este estadio muere el 49.8 % de los individuos del ensayo. El estadio larva 1 y 2 la sobrevivida del 50% decrece en el primer día, pero en el tercer día la probabilidad de sobrevivida de los individuos que quedaban es de cero, ninguno logra pasar al estadio 3 (Fig. 17 F).

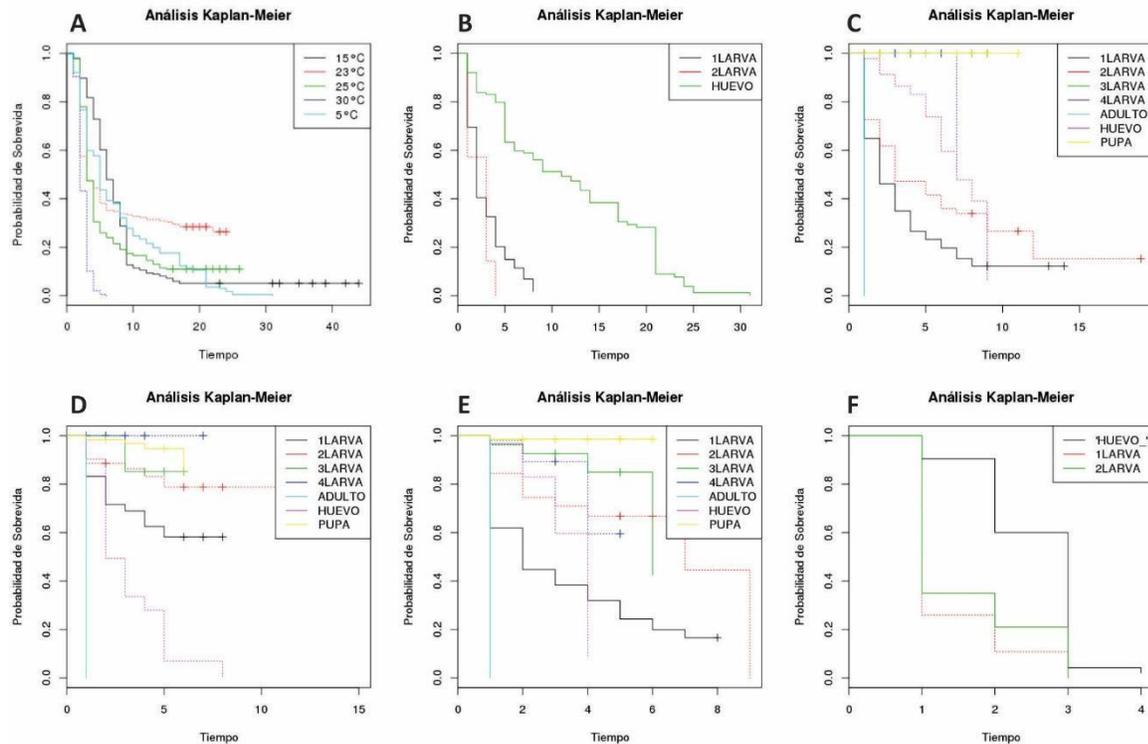


Figura 17. Proporción de supervivencia del tiempo total de desarrollo para el ciclo completo a diferentes temperaturas de *P. xylostella* (A). Proporción de supervivencia de los estados y estadios a 5 °C (B). 15 °C (C) 23 °C (D) 25 °C (E) y 30 °C (F).

5.2. Fecundidad y fertilidad a diferentes condiciones térmicas

Fecundidad

se registraron diferencias estadísticamente significativas en la fecundidad de las hembras, expresado como promedio de huevos colocados por hembra, a diferentes temperaturas ($H=29.51$, $p<0.0001$).

A 5 °C las hembras colocan en promedio 19.72 ± 3.2 huevos, las pruebas a posteriori indicaron que estos valores no son significativamente diferentes a los valores hallados a 23 °C, cuya media fue de 29.45 ± 4.7 huevos por hembra. En las temperaturas de 15, 23 y 25 °C, los valores no fueron significativamente diferentes entre sí, con valores promedio de 39.83 ± 5.7 , 29.45 ± 4.7 y 29.63 ± 3.4 , respectivamente. A temperaturas intermedias (15, 23 y 25 °C), la fecundidad de las hembras se observó más alta. A 30 °C, la media registrada fue de 9.85 ± 2.4 huevos por hembra, siendo la temperatura que mayor diferencia significativa presentó respecto a las demás (Fig. 18).

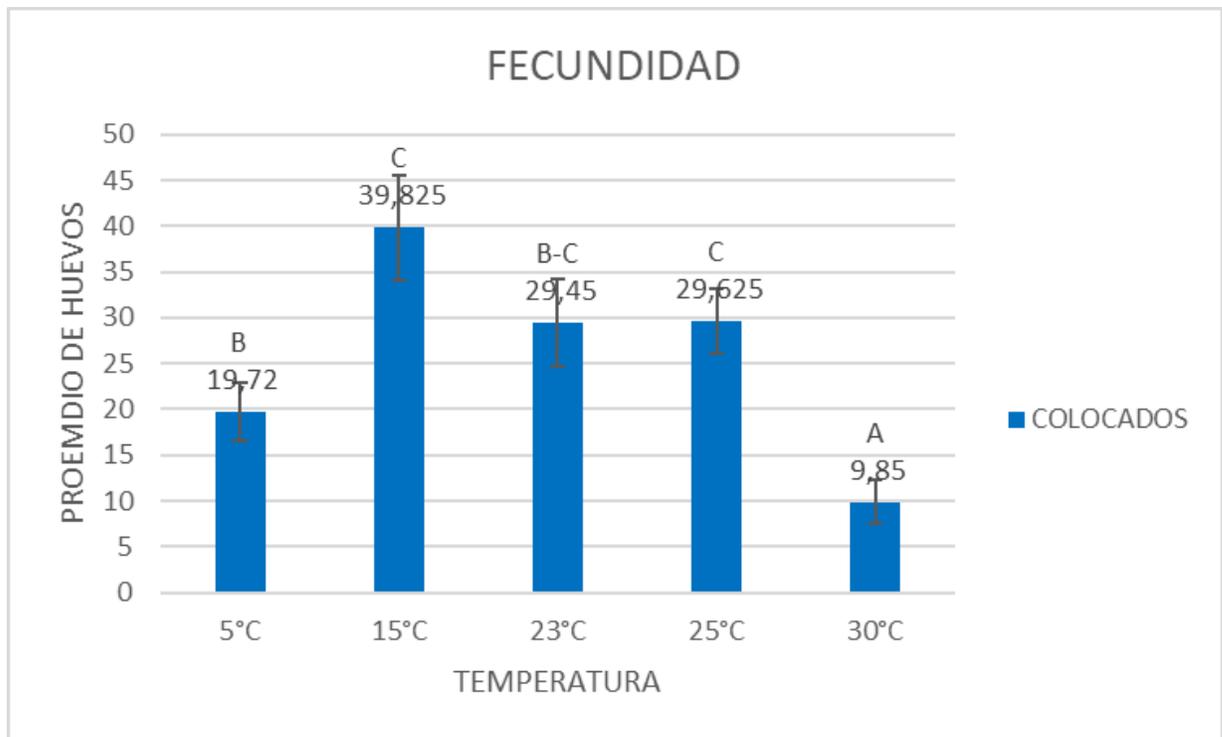


Figura 18. Promedio de huevos colocados por hembra de *Plutella xylostella* en función de las distintas temperaturas. Letras diferentes representan diferencias significativas ($p < 0,05$).

Fertilidad

Se observaron diferencias significativas en la fertilidad de las hembras, representado como el promedio de huevos fértiles por hembra a diferentes temperaturas ($H=39.30$, $p < 0,00001$)

Los valores de fertilidad a 5 °C se observaron muy bajos (2.53 ± 0.5 huevos eclosionados). Mientras que, a 30 °C, eclosionaron el doble de huevos (5.4 ± 1.3 huevos fértiles por hembra); sin embargo, no se registraron diferencias significativas entre dichas temperaturas.

A temperaturas intermedias no existieron diferencias significativas en la fertilidad, aunque se observó una caída en el promedio de huevos eclosionados a medida que aumentó la temperatura, a 15 °C se registró un mayor número de huevos eclosionados (25.78 ± 4.7 huevos), mientras que a 23 y 25 °C, las medias observadas fueron de 17.58 ± 3.3 y 12.55 ± 1.5 huevos fértiles, respectivamente.

Diferencias significativas fueron observadas entre la fertilidad estimada de 5 y 30 °C y entre las estimadas a 15, 23 y 15 °C, con valores promedios más altos a temperaturas intermedias. Esto indica que a estas temperaturas la fertilidad es más alta que a temperaturas extremas (Fig. 19).

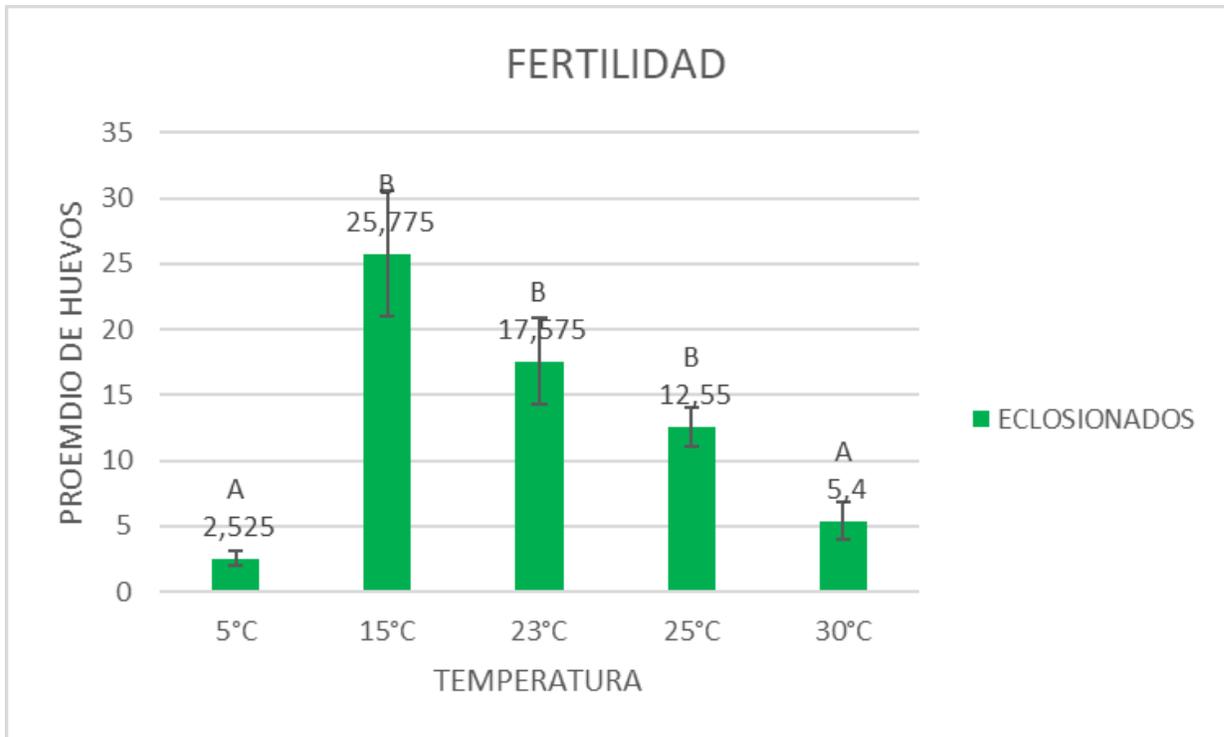


Figura 19. Promedio de huevos eclosionados por hembra de *Plutella xylostella* en función de las distintas temperaturas. Letras diferentes representan diferencias significativas ($p < 0,05$).

5.3. Modelado de la tasa de desarrollo de *P. xylostella* utilizando los parámetros obtenidos en el laboratorio para el rango anual de temperaturas

La tasa de desarrollo fue diferente dependiendo de la temperatura, incluso la tasa de desarrollo varió entre los estados y estadios para una misma temperatura. Esto conlleva a que, la curva de tasa de desarrollo en función de la temperatura, no sean representada por una misma función.

Existen distintos modelos que explican la relación que hay entre la tasa desarrollo y la temperatura dependiendo en el estadio que se observe. Cuando las temperaturas son muy bajas o muy elevadas, existe un decaimiento en la tasa de desarrollo al punto de llegar a una tasa cero.

Las relaciones entre las tasas de desarrollo con respecto a la temperatura de los estados de huevo y estadio Larva 1 ($r = 0,36$, $p < 0,05$ para huevos y $r = 0,6$, $p < 0,05$ para Larva 1) fueron representadas mediante la función lineal Campbell (Tabla 1).

$$rT = aa + bb * T$$

En cambio, para el resto de los estadios (Larva 2, 3 y 4) y estado de Pupa, incluso para el ciclo completo de los individuos, ajustó la función Lactin-1 (Tabla 1).

$$rT = e^{aa*T} - e^{aa*Tmax - \frac{Tmax-T}{deltaT}}$$

Tabla 1. Modelo ajustado y coeficiente de correlación (r) para la tasa de desarrollo de los estados y estadios larvales de *Plutella xylostella*.

Modelo	Estadio	Coefficiente de correlación (r)
Campbell	Huevo	0,36 *
Campbell	Larva 1	0,6 *
Lactin-1	Larva 2	0,97*
Lactin-1	Larva 3	0,94*
Lactin-1	Larva 4	0,99*
Lactin-1	Pupa	0,985*
Lactin-1	Adulto	0,985*

(*) indica ajuste significativo.

Para el estado de huevo y el estadio larva 1, la máxima tasa de desarrollo en el laboratorio se encontró a 30 °C. Para los estadios larvales 2, 3 y 4, su tasa de desarrollo máxima se situó a 23 °C. El estado de pupa tuvo su máxima tasa de desarrollo a los 25 °C y el ciclo completo a 23 °C (Fig. 20).

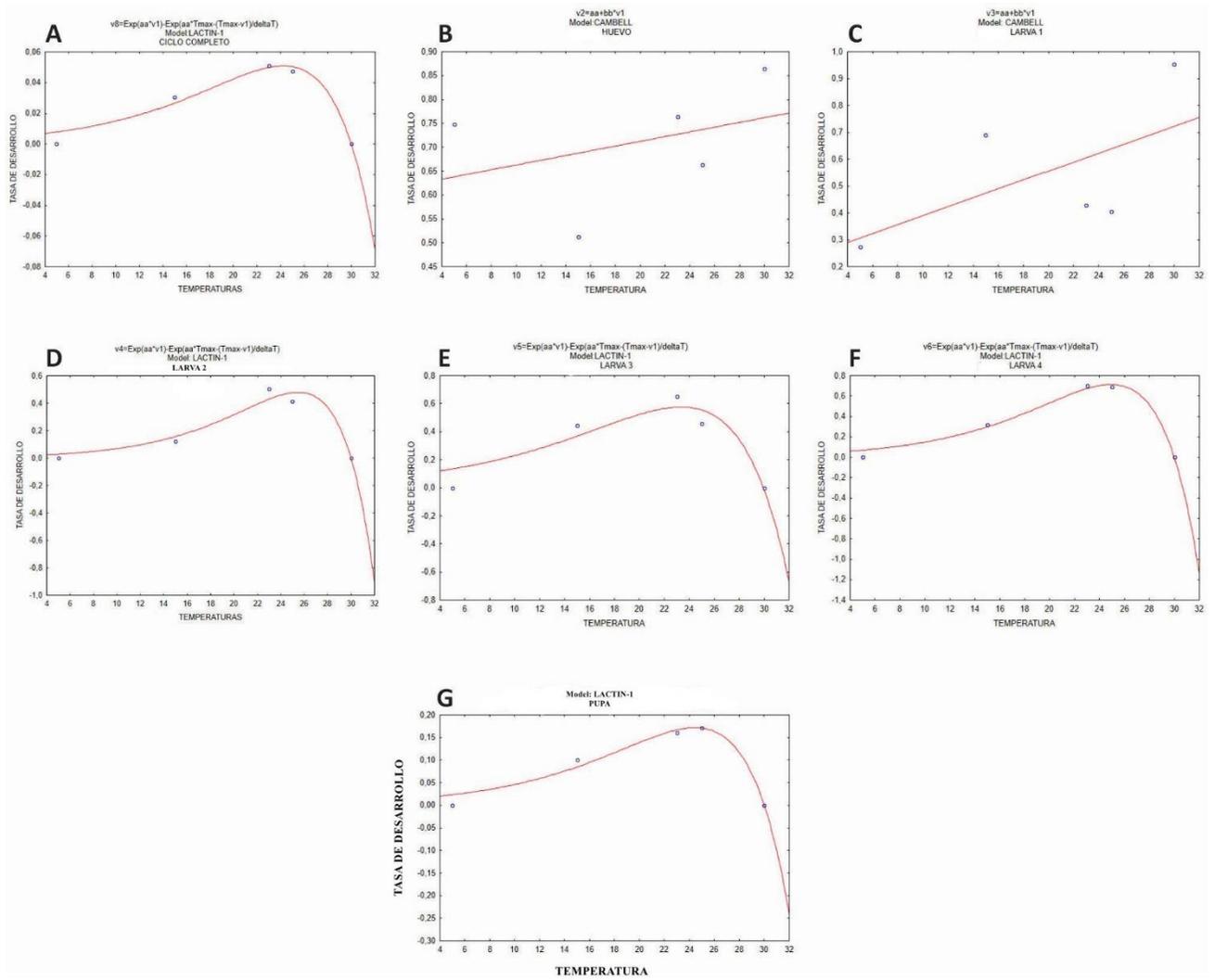


Figura 20. Tasas de desarrollo termodependiente en función de la temperatura para el ciclo completo (A), los estados de huevo (B), larva 1 (C), larva 2 (D), larva 3 (E), larva 4 (F) y pupa (G).

5.4. Cuadro sinóptico de los resultados

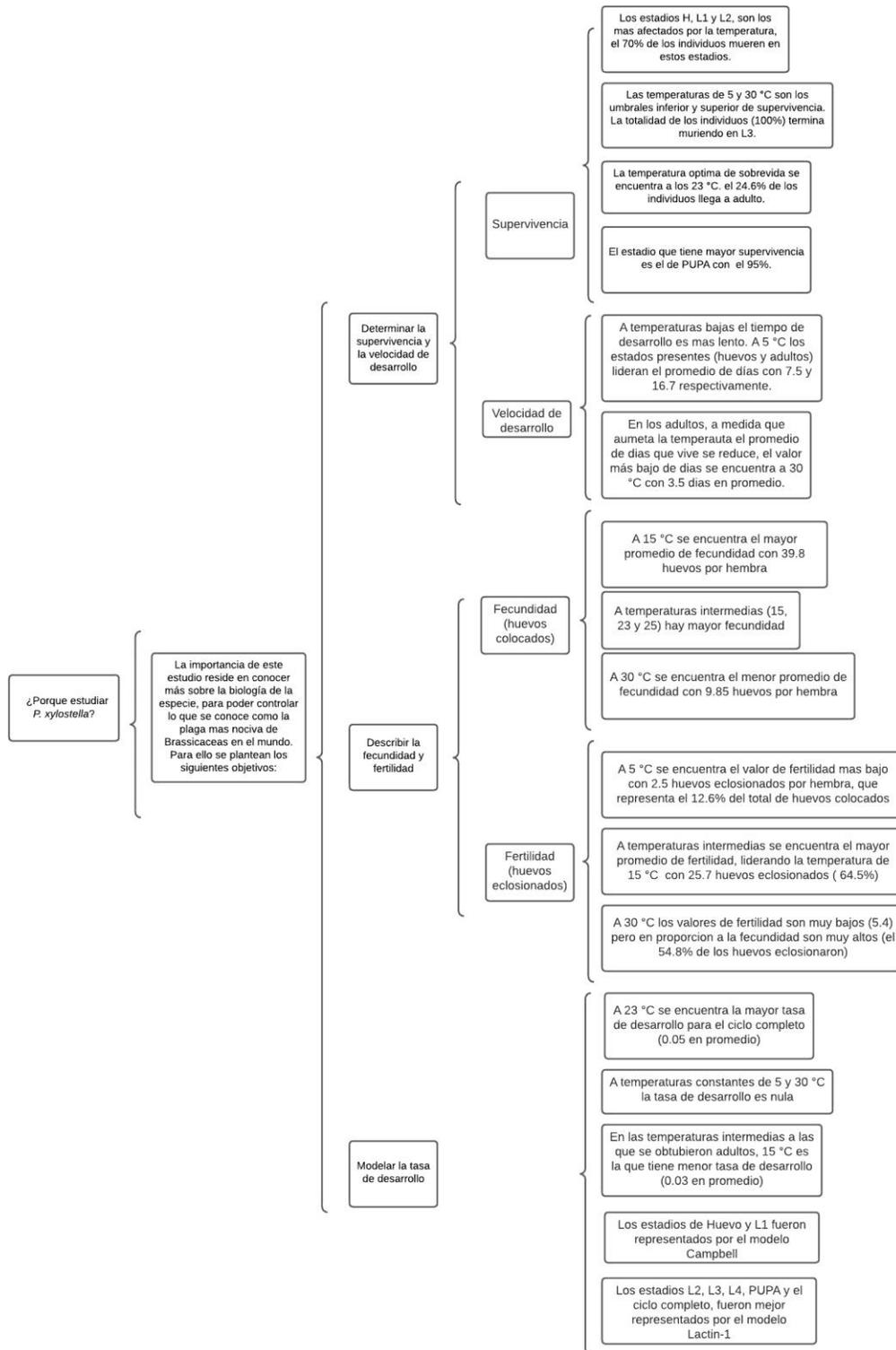


Figura 20. Cuadro sinóptico con los experimentos y sus resultados obtenidos.

6. DISCUSIÓN

La supervivencia de los insectos herbívoros depende de múltiples factores, entre los que podemos mencionar la calidad de la planta hospedadora, las precipitaciones, la presencia de enemigos naturales, la temperatura, entre otros (Campos *et al.*, 2006; Marchioro, 2016).

Considerando que la temperatura es un factor clave para la supervivencia de los insectos, en la presente tesina nos enfocamos en el efecto del rango de temperaturas observadas para la ciudad de Córdoba sobre diferentes parámetros poblacionales de la plaga en estudio.

La supervivencia de las poblaciones de *Plutella xylostella* del cinturón verde de la ciudad de Córdoba se puede describir como una "Campana de Gauss", donde la sobrevivencia es menor a bajas temperaturas, se incrementa a temperaturas medias y vuelve a caer a altas temperaturas. Este patrón observado para las poblaciones locales concuerda en líneas generales con lo descrito por Marchioro (2011), donde también describe este comportamiento de las poblaciones, por lo que, en climas más tropicales, deriva a un mayor número de generaciones anuales en las poblaciones. Al analizar la sobrevivencia de los estados inmaduros de las poblaciones locales, vemos que para el rango de 15 a 23 °C, sobreviven del 5 al 25% de la población total. A 23 °C se observó la mayor tasa de sobrevivencia, lo que indica que esta es la temperatura óptima para esta especie en esta región. Luego, a 25 °C, la sobrevivencia comenzó a disminuir (22 individuos completaron su ciclo). A las temperaturas extremas probadas en este trabajo (5 y 30 °C) la sobrevivencia fue nula, es decir, ningún individuo logró completar su desarrollo y llegar a adulto.

Fuera del rango de las temperaturas óptimas, se observó una elevada mortalidad de individuos en todos sus estados. Como indicaron Ngowi y colaboradores (2017), fuera de los extremos de temperatura inferior y superior de 10 y 30 °C, la supervivencia de los huevos se ve afectada y se produce el declive de las poblaciones.

A los 5 °C la supervivencia fue muy baja en los primeros estadios y nula desde el estadio larval 3. En un trabajo realizado sobre las poblaciones de *P. xylostella* de Tanzania y Kenia, Ngowi y colaboradores (2017), encontraron que el rango de temperatura entre 20-25 °C fue el óptimo garantizando una alta tasa intrínseca de incremento natural y que, para las poblaciones de esa región, 4 °C resultó ser el umbral de temperatura más bajo para la supervivencia de los huevos, siendo nula la supervivencia de las larvas a 38 °C.

Si bien algunas poblaciones de *P. xylostella* de regiones tropicales fueron capaces de completar su desarrollo inclusive a 35 °C (Shirai, 2000), nuestros resultados indican que las poblaciones locales tienen un límite superior de desarrollo a los 30 °C, lo que indica que las poblaciones locales se encuentran adaptadas a los rangos locales de temperatura.

De todos modos, los estados y estadios iniciales tienen una sobrevivencia mucho más baja que los más avanzados. En los estados de huevo y larva 1 muere prácticamente entre un 30-50% de la población total, independientemente de la temperatura.

Factores bioquímicos de la planta huésped, así como la morfología de la hoja, podrían afectar la actividad de alimentación y, en consecuencia, la sobrevivencia de *Plutella xylostella* (Sarfranz *et al.*, 2006; Golizadeh, 2007), esto puede explicar, al menos en parte, las diferencias señaladas en la sobrevivencia entre los distintos estadios.

Kun Xing (2015) observó que la supervivencia de los huevos era prácticamente nula a una temperatura constante de 35 °C. Sin embargo, a temperaturas fluctuantes (25 ± 10 °C) casi la mitad de los todos huevos sobrevivieron.

Al analizar la supervivencia de los estadios larvales, se observó que los estadios 3 y 4 son los que menor mortalidad presentaron, principalmente entre 15 y 23 °C.

Contrariamente a nuestros resultados Liu y colaboradores (2002) y Golizadeh y colaboradores (2007) señalaron que la duración del desarrollo y la supervivencia entre los cuatro estadios larvales depende de la temperatura y aumenta hasta el óptimo de 30 °C, alcanzando el punto más alto, para luego decaer a los 40 °C donde llega a cero, obteniendo una sobrevivencia nula.

La tasa de supervivencia de las pupas fue del 95 al 100%, considerando a aquellas temperaturas a las que los individuos llegaron a pupar (15, 23 y 25 °C). Ngowi y colaboradores (2017) obtuvieron resultados similares cuando compararon la mortalidad de los distintos estadios a temperaturas constantes. En su caso la tasa de mortalidad de las pupas fue sólo del 5.6% a 20 °C. Cuando analizaron la supervivencia de las pupas a temperaturas variables (15-27°C con media de 22 °C), la mortalidad aumentó al 8.5%.

Cuando se analizó la supervivencia de los individuos adultos, se observaron importantes diferencias entre las distintas temperaturas. Es importante señalar que para estas comparaciones se utilizaron los datos obtenidos de los ensayos de fecundidad y fertilidad, ya que estos ensayos, sólo utilizaron individuos adultos. A 5 °C se observó la menor velocidad de desarrollo, con un promedio de 16.7 días y un máximo de 29 días, mientras que el menor tiempo de desarrollo se observó a 30 °C con 3.5 días de promedio.

Considerando que en nuestros ensayos sólo se tomó en cuenta a la temperatura como factor determinante de la sobrevivencia, esto es, los individuos no recibieron alimentación suplementaria durante el ensayo; permitió inferir que las diferencias en el tiempo de desarrollo de los adultos a diferentes temperaturas se deben, principalmente, al efecto de las diferentes temperaturas sobre el metabolismo; ya que largos períodos de exposición a altas temperaturas aceleran la deshidratación e interfieren con las enzimas de conversión de alimentos y privan a las pupas y a los adultos de la posibilidad de ganar el peso normal para un correcto crecimiento, afectando así la supervivencia (Ngowi *et al.*, 2017).

Las poblaciones locales de *Plutella xylostella* utilizadas en este estudio presentaron una variación en la fecundidad dependiendo de la temperatura. Se observaron diferencias significativas en el número de huevos depositados por las hembras a distintas temperaturas evaluadas. Indican que las poblaciones locales son sensibles a las altas temperaturas y se adaptan mejor al clima templado. En Córdoba, las estaciones climáticas están bien marcadas, la temperatura media anual es de 17 °C (Servicio Meteorológico Nacional 1992), pudiendo ser la razón por la cual las poblaciones de *P. xylostella* se mantengan estables a lo largo del año. En primavera, las temperaturas varían entre 9 y 28 °C y ocasionalmente bajan a menos de 3 °C o exceden los 34 °C. Por otra parte, en verano las temperaturas medias mínimas registradas son 19 °C, con máximas de hasta 30 °C (Servicio Meteorológico Nacional 1992).

Luego de los 15 °C, las temperaturas de 23 y 25 °C, fueron las que tuvieron valores más altos de fecundidad. Este rango de temperaturas concuerda con los ensayos de Saeed y colaboradores (2018), quienes observaron que la mayor fecundidad fue entre los 20 y 25 °C. En un trabajo similar, Ngowi y colaboradores (2017) observaron lo mismo: el rango de temperatura de 20-25 °C es el óptimo para una alta tasa intrínseca de crecimiento natural y una máxima tasa de reproducción neta.

A 30 °C la fecundidad fue la más baja, ya que a esta temperatura las hembras ovipusieron la menor cantidad de huevos de todo el ensayo, posiblemente debido a la baja tolerancia de las hembras a las altas temperaturas. Estos resultados concuerdan con lo informado por otros investigadores en poblaciones de *P. xylostella* de zonas templadas (Ahmad, 2008; Ngowi *et al.*, 2017).

Cuando se analizó la fertilidad se observó que 15 °C también fue la temperatura óptima, ya que presentó el mayor porcentaje de huevos fértiles (64.7% huevos eclosionados). A 23 °C la fertilidad fue levemente menor con el 59.7% de huevos eclosionados. Estos resultados también concuerdan con lo observado para otras poblaciones de la plaga en climas templados, donde la fertilidad medida

como huevos eclosionados, es nula a altas temperaturas (Dan *et al.*, 1995) y que el rango de 20 a 25 °C resulta ser el óptimo para la viabilidad de los huevos (Saeed, 2018). En nuestro caso, la fertilidad a 25 °C fue menor que a 30 °C, siendo del 42.36 y del 54.82%, respectivamente. Si bien en nuestros ensayos a 30 °C los huevos llegaron a eclosionar, la sobrevivencia del primer estadio larval fue prácticamente nula. En un estudio donde se sometió a los huevos a temperaturas variables, Xing (2015) observó que los huevos tenían una sobrevivencia mayor si las temperaturas eran fluctuantes en un rango de 25 ±10 °C.

Un dato importante a considerar es la relación de la fecundidad y la velocidad de desarrollo de las hembras. Si consideramos que las hembras disminuyen el tiempo de desarrollo a medida que aumenta la temperatura, veremos que la fertilidad por unidad de tiempo será aún mayor a la observada, ya que a mayor temperatura las hembras dispondrán de menos tiempo para poner mayor cantidad de huevos (Sarfaz *et al.*, 2006; Munir, 2015).

Factores que podrían afectar la fecundidad tales como la latitud o la región en las que se sitúan las poblaciones quedan descartadas, ya que se observaron resultados similares en Tanzania, Kenia (Ngowi *et al.*, 2017) y Pakistan (Saeed, 2018) cuyos climas son tropicales y se trabajaron con poblaciones de sectores áridos.

La forma del parche hospedador o la configuración espacial de la vegetación hospedera circundante también son factores que se descartan como posibles influyentes de la fecundidad y fertilidad en las poblaciones; si bien afectan la oviposición, el desarrollo y la herbivoría de *P. xylostella* (Sarfraz *et al.*, 2006; Munir, 2015), estos factores no fueron considerados en este trabajo, ya que los ensayos se realizaron en su totalidad en el laboratorio.

Existen numerosos trabajos acerca del desarrollo termodependiente en lepidópteros con importancia económica (Johnson *et al.*, 1983; Fantinou *et al.*, 2003; Mironidis & SavopoulouSoulhani, 2008; Gómez *et al.*, 2009). Siguiendo esta línea, fueron muchos los autores que trataron de encontrar modelos termodependiente de desarrollo para *P. xylostella* con el fin de poder pronosticar picos poblacionales que permitan proponer estrategias de manejo para minimizar las pérdidas económicas (Liu *et al.*, 2002; Mohandass & Zalucki, 2004; Golizadeh *et al.*, 2007). Las temperaturas establecidas como mínimas y máximas para el desarrollo óptimo de la especie han variado según las poblaciones y lugares en donde se las estudió. Nuestros resultados muestran que entre los regímenes de temperatura de 15-25 °C la tasa de desarrollo es mayor a 0, permitiendo la obtención de individuos adultos. A temperaturas tan altas como 30 °C y bajas como 5 °C, la tasa de

desarrollo fue alta en el estado de huevo, pero en los siguientes estados y estadios fue nula debido a la muerte de los individuos.

Los resultados obtenidos en este estudio concuerdan con lo observado por otros autores: la temperatura juega un papel importante en el desarrollo y la supervivencia de *Plutella xylostella*. Es sobre esta base que resulta válido el desarrollo de modelos matemáticos para describir la relación entre la temperatura y la tasa de desarrollo (Marchioro, 2011).

El modelo Lactin-1 (Lactin *et al.*, 1995) fue el que mejor explicó el ciclo completo de *P. xylostella*. El modelo Lactin-1 permitió estimar el umbral máximo de desarrollo, pero como predice tasas de desarrollo positivas incluso a 0°C, este modelo no pudo estimar con precisión el umbral inferior de temperatura (Marchioro, 2011).

No existen antecedentes de estudios del desarrollo termodependiente de *Plutella xylostella* para esta región (cinturón verde de la ciudad de Córdoba), ni para otras regiones de Argentina. En consecuencia, este trabajo, aporta los primeros resultados sobre el desarrollo de esta especie para nuestro país.

Nuestros resultados demostraron que a temperaturas menores a 5 °C y mayores a 30 °C *P. xylostella* tiene una tasa de desarrollo nula. Fuera de estos valores extremos se observó que la tasa de desarrollo para el ciclo completo aumentó a medida que la temperatura ambiente incrementa gradualmente, que puede deberse a un aumento del metabolismo de los individuos, lo que incrementa la ingesta de alimento, permitiéndole así completar el desarrollo de cada estado y estadio larval en menos tiempo (Munir, 2015).

Liu y colaboradores (2002) indicaron que ésta especie pueden tener hasta 20 generaciones por año en regiones tropicales y que el tiempo de desarrollo desde el huevo hasta el adulto en esas regiones es mucho menor debido al rango más elevado de temperaturas.

En cuanto a la tasa de desarrollo de los estadios larvales, ésta fue diferente a distintas temperaturas e incluso dentro de la misma temperatura. La temperatura afecta el desarrollo de los individuos, pero existen otros factores como fotoperiodo, dieta, humedad relativa, densidad larval y sexo que también afectan de manera significativa la tasa de desarrollo de los insectos (Uvarov, 1931). Todos estos factores aportan mayor complejidad a la hora de caracterizar el desarrollo de insectos (Rebaudo, 2018).

La máxima tasa de desarrollo se observó a 23 °C, evidenciado por el mayor promedio de tasa de desarrollo y la mayor proporción de individuos adultos obtenidos. Existen estudios donde la temperatura óptima de desarrollo se alcanza alrededor de los 30 °C. (Liu *et al.*, 2002; Golizadeh *et*

al., 2007). Una forma de evaluar las diferencias entre poblaciones en la respuesta térmica es mediante la comparación de parámetros como el umbral de temperatura inferior y la constante térmica. Según Trudgill (1995) las especies con una temperatura óptima baja se desarrollan más rápidamente a bajas temperaturas, en tanto que las especies adaptadas al calor se desarrollan más rápidamente a altas temperaturas.

En nuestro caso, a temperaturas bajas, como a 5 °C, la tasa de desarrollo fue nula, coincidiendo con los valores obtenidos por Liu y colaboradores (2002) donde observaron que por debajo de los 8 °C el desarrollo no fue exitoso. En el cinturón verde de la ciudad de Córdoba las temperaturas durante el invierno son mucho más bajas que las utilizadas como tratamiento en el laboratorio, y aun así las poblaciones de *P. xylostella* permanecen en los cultivos durante todo el año. Una posible explicación es la capacidad de esta especie de utilizar especies silvestres, presentes durante el invierno, que le sirvan de alimento y refugio para sostenerse en las temporadas de frío (Hermansson, 2016), Si bien en nuestro caso los individuos criados a 5 °C no lograron completar su desarrollo, hay estudios que muestran que a temperaturas variables, que incluyen temperaturas tan bajas como 4 °C o tan altas como 38 °C, *P. xylostella* es capaz de completar su desarrollo (Liu *et al.*, 2002). Las temperaturas promedio durante el invierno en Córdoba varían entre 19 °C de máxima y 4 °C de mínima (Servicio meteorológico Nacional, 1992), lo que implica que durante las horas más frías del día los individuos podrían sobrevivir.

Como se señaló anteriormente, a 30 °C tampoco se obtuvieron individuos adultos, aunque la tasa de desarrollo durante el estado de huevo fue la más alta en relación a todas las temperaturas analizadas esto implica que la temperatura favorece y aumenta la tasa de desarrollo, aunque no hayan logrado completar su ciclo.

Nuestros resultados son contrastantes con lo descrito por Shirai (2000), quien observó que aún con altas tasas de mortalidad, las poblaciones de *P. xylostella* de áreas tropicales, lograban completar su desarrollo inclusive a 35 °C. Aunque la relación entre la temperatura y el desarrollo de *P. xylostella* se ha estudiado en otros sitios (Sarnthoy *et al.*, 1989; Shirai, 2000; Liu *et al.*, 2002; Mohandass & Zalucki, 2004; Golizadeh *et al.*, 2007), los requisitos térmicos pueden variar entre las distintas poblaciones (Lee & Elliot, 1998; Gomi *et al.*, 2003) debido principalmente a las diferencias geográficas en el clima según un gradiente de latitud (Honék, 1996; Addo-Bediako *et al.*, 2000; Chen & Kang, 2004). Estas diferencias entre las poblaciones pueden atribuirse principalmente a las adaptaciones térmicas a las distintas zonas geográficas por parte de esta especie (Marchioro, 2011; Umeya & Yamada, 1973).

La información detallada de la supervivencia, el desarrollo y la fecundidad de *P. xylostella* a diferentes temperaturas es un insumo básico para la gestión de esta plaga (Ahmad, 2008).

Debido a que *P. xylostella* tiene una alta variabilidad genética sumado a un corto período generacional y a una alta fecundidad (Ulmer *et al.*, 2002), logra adaptarse adecuadamente a las condiciones ambientales que están presentes en nuestra región (Bertolaccini *et al.*, 2010).

Para hacer un buen manejo de plagas es fundamental conocer la fenología de la especie y su dinámica poblacional. Los hallazgos presentados en esta tesina resultan fundamentales para el desarrollo de modelos de crecimiento y desarrollo poblacional de esta plaga (Jervis & Copland, 1996; Golizadeh, 2007).

7. CONCLUSIÓN

- El porcentaje de sobrevivencia es menor en los primeros estadios larvales en condiciones extremas de baja temperatura. En temperaturas extremas altas todos los estadios larvales son susceptibles de similar modo.
- La sobrevivencia fue distinta para las distintas temperaturas incluso para los distintos estadios dentro de la misma temperatura.
- La temperatura extremas, bajas y altas (5 y 30°C) afecta negativamente la fecundidad.
- La tasa de desarrollo varía entre las temperaturas y entre los estados y estadios en una misma temperatura.
- La tasa de desarrollo es menor cuando las temperaturas son muy bajas o muy elevadas.

8. AGRADECIMIENTOS

A mi mamá Gladys y mi papá Hugo, por su amor, confianza y apoyo a lo largo de toda mi carrera por estar siempre acompañándome dándome fuerzas, contención, y apoyo incondicional.

A mis hermanas Ayelén, Tania y Matilde por su ayuda y compañía.

A Marta y toda mi familia por estar siempre presentes y preocuparse y ocuparse de mí.

A Mariano por haber confiado en mí dándome la posibilidad de realizar este trabajo y permitirme ser parte del grupo de trabajo increíble que se desarrolla en el CREAN.

A Romina por su ayuda y compañía.

Al CREAN por brindarme el espacio físico para realizar este trabajo y a todo su personal por el apoyo brindado.

A mis amigos y compañeros de la facultad que fueron un gran apoyo y compañía a lo largo de la carrera.

A los evaluadores por sus sugerencias y críticas constructivas.

9. BIBLIOGRAFÍA

Addo-Bediako A., Chown S. L., Gaston KJ (2000) Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proc Royal Society of London B* 267: 739-745.

Ahmad T. R, (1988). Degree-days requirements for predicting emergence and flight of the codling moth *Cydia pomonella* (L.)(Lep., Olethreutidae). *Journal of Applied Entomology*, 106(1-5): 345-349.

Alam, M. M. (1992). Diamondback moth and its natural enemies in Jamaica and some other Caribbean islands. In: *Management of Diamondback Moth and Other Crucifer Pests: Proceedings of the Second International Workshop*. (Talekar N. S. ed.). Asian Vegetable Research and Development Center. Shanhua, Taiwan. pp. 233-243.

Altman, D. G. (1991). Analysis of survival times. In: *Practical Statistics for Medical Research*. Chapman & Hall. London, pp. 365-394.

Bertolaccini, I., Girard, F. P., Arregui, C., Favaro, J. C., Curis, M. C. (2012). Efecto de la temperatura y de la dieta sobre parámetros biológicos de la polilla de las coles (Lepidoptera, Plutellidae). *Entomotrópica: Revista internacional para el estudio de la entomología tropical*, 27(3): 103-109.

Bertolaccini, I., Sánchez, D., Arregui, C. (2010). Incidencia de algunos factores naturales de mortalidad de *Plutella xylostella* (L.)(Lepidoptera: Plutellidae) en el área centro-este de Santa Fe, Argentina. *Horticultura Argentina*, 29(8): 20-24.

Briere, J. F., Pracros, P., Le Roux, A. Y., Pierre, J. S. (1999). A novel rate model of temperaturedependent development for arthropods. *Environmental Entomology*, 28(1): 22-29.

Bujanos Muniz, R, Marín Jarillo, A., Díaz Espino, L. F., Gámez Vázquez, A. J., Ávila Perches, M. A., Herrera Vega, R., Dorantes González, J. R. A. y Gámez Vázquez, F. P. (2013). Manejo integrado de la palomilla dorso de diamante *Plutella xylostella* (L.) en la región del bajío, México. Folleto técnico N° 27. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo rural, Pesca y Alimentación. México: 42 p.

Bujanos, M.R., A. Marin, E. Galvah, K. Byerly, (1993). Manejo integrado de la palomilla dorso de diamante *Plulella xylostella* (L) (Lepidoptera: Yponomeutidae) en el Bajío, México. Instituto Nacional de investigaciones Forestales y Agropecuarias. Publicación Especial: 4:5-16.

Campbell, A., Frazer, B. D., Gilbert, N. G. A. P., Gutierrez, A. P., Mackauer, M. (1974). Temperature requirements of some aphids and their parasites. *Journal of applied ecology*: 431-438.

Campos, W.G., Schoereder, L.H., DeSouza, O.F., 2006. Seasonality in neotropical populations of *Plutella xylostella* (Lepidoptera): resource availability and migration. *Population Ecology* 48: 151–158.

Chambers, R J. (1979) Simulation modelling of a sycamore aphid population. PhD Thesis, University of East Anglia.

Chen B, Kang L (2004) Variation in cold hardiness of *Liriomyza huidobrensis* (Diptera: Agromyzidae) along the latitudinal gradients. *Environmental Entomology* 33: 155-164.

Convey, P. (2004). Recent Lepidopteran records from sub-Antarctic South Georgia. *Polar Biology*: **28**(2):

Dixon, A. F. G. (1998) *Aphid Ecology An optimization approach*. 2nd Edition. Springer Science & Business Media, New York. 300 p.

Dixon, AFG (1985). Seguimiento de recursos: mecanismo: polifenismo. En *Aphid Ecology Un enfoque de optimización* (págs. 100-127). Springer, Dordrecht.

Ecole, CC, dos Anjos, N., Michereff Filho, M., Picanço, MC (1999). Determinación del número de estadios larvarios en *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Acta Scientiarum. Ciencias Biológicas*, 21: 331-335.

Esperk, T., Tammaru, T., Nylin, S. (2007). Variabilidad intraespecífica en el número de estadios larvarios en insectos. *Revista de entomología económica*, 100 (3), 627-645.

Everatt, M. J., Convey, P., Bale, J. S., Worland, M. R., Hayward, S. A. (2015). Responses of invertebrates to temperature and water stress: a polar perspective. *Journal of thermal biology*, 54, 118-132.

Fantinou, A. A., Perdikis, D. C., Chatzoglou, C. S. (2003). Development of immature stages of *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera: Noctuidae) under alternating and constant temperatures. *Environmental Entomology*, 32(6), 1337-1342.

Fava, F. D.; Trumper, E. V.; Imwinkelried, J. M. (2010). Patrones de distribución de los gusanos blancos *Diloboderus abderus* y *Liogenys* sp., y protocolos de muestreo para su manejo. Manfredi, Córdoba: INTA, . 28 p. (Boletín de Divulgación Técnica Nº 8).

Fernandez, S.A., Alvarez, C.(1988). Biología de *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Yponomeutidae) polilla del repollo (*Brassica oleracea* L.) en condiciones de laboratorio. *Agronomía Tropical*, 38 (4-6): 17-28.

Folcia, A. M., Bado, S. G. (1996). Aspectos morfológicos, biológicos e ingesta de *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae). *Revista Facultad de Agronomía UBA*, 16 (3): 173-178.

- Folcia, A. M., & Bado, S. (1998). Requerimientos termicos de larvas y pupas de *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae) en laboratorio. *Revista Chilena de Entomología*, 25: 11-14.
- Frazer, B. D. (1972). Life tables and intrinsic rates of increase of apterous black bean aphids and pea aphids, on broad bean (Homoptera: Aphididae). *The Canadian Entomologist*, 104(11): 1717-1722.
- García-Barros, E., Romo, H., i Monteys, V. S., Munguira, M. L., Baixeras, J., Moreno, A. V.,García, J. L. Y. (2015). Orden lepidoptera. *Revista IDE@-SEA*: 65, 1-21.
- Gillott, C. (2005). *Entomology*. Springer Netherlands, Dordrecht, The Netherlands. 832 p.
- Girard, F. P., Bertolaccini, I., Arregui, C., Favaro, J. C., Curis, M. C. (2012). Efecto de la temperatura y de la dieta sobre parámetros biológicos de la polilla de las coles (Lepidoptera, Plutellidae). *Entomotrópica*, 27(3), 103-109.
- Golizadeh, A. L. I., Kamali, K., Fathipour, Y., Abbasipour, H. (2007). Temperature-dependent development of diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) on two brassicaceous host plants. *Insect Science*, 14(4): 309-316.
- Gomez, N. N., Venette, R. C., Gould, J. R., Winograd, D. F. (2009). A unified degree day model describes survivorship of *Copitarsia corruda* Pogue & Simmons (Lepidoptera: Noctuidae) at different constant temperatures. *Bulletin of entomological research*, 99(1): 65-72.
- Gomi, T., Inudo, M. y Yamada, D. (2003). Divergencia local en los rasgos de desarrollo dentro de un área trivoltina de *Hyphantria cunea* Drury (Lepidoptera: Arctiidae). *Ciencia entomológica*, 6 (2): 71-75.
- Hepner, JB (1991). Regiones de fauna y diversidad de lepidópteros. *Lipidoptera tropical* , 2 (1), 1-85.
- Hermansson, J. (2016). Biology of the Diamondback moth (*Plutella xylostella*) and its future impact in Swedish oilseed rape production.
- Honék, A. (1996) Geographical variation in thermal requirements for insect development. *European Journal of Entomology* 93: 303-312.
- Jervis, M.A., Copland, M.J.W. (1996) The life cycle. *Insect Natural Enemies; Practical Approaches to Their Study and Evaluation* (eds. M.A. Jervis & N. Kidd), pp. 63-161. Chapman & Hall, London.
- Johnson, D. W., Barfield, C. S., Allen, G. E. (1983). Temperature-dependent developmental model for the velvetbean caterpillar (Lepidoptera: Noctuidae). *Environmental entomology*, 12(6): 1657-1663.

Kfir, R., (1998). Origin of diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 91: 164-167.

Lactin, D. J., Holliday, N. J., Johnson, D. L., Craigen, R. (1995). Improved rate model of temperature-dependent development by arthropods. *Environmental entomology*, 24(1): 68-75.

Leather, S.R. (1995). Factors affecting fecundity, fertility, oviposition, and larviposition in insects. -In: Leather, S.R. and Hardie, J. (Eds.). *Insect Reproduction*. CRC Press, Boca Raton, FL, United States pp. 143-174.

Lee J. H., Elliott, N.C. (1998) Comparison of developmental responses to temperature in *Aphelinus asycyhis* (Walker) from two different geographic regions. *Southwest Entomology* 23: 77-82.

Lietti, M., Trumper, E., Fernández, C., Reyes, V., Leoncelli, G., Vignaroli, L. (2014t). Plan de muestreo secuencial para larvas de la polilla de las coles *Plutella xylostella* (L.), en colza. In 1er Simposio Latino Americano de Canola (pp. 19-21). Brasilia: Embrapa.

Liu, S. S., Chen, F. Z., Zalucki, M. P. (2002). Development and survival of the diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) at constant and alternating temperatures. *Environmental Entomology*, 31(2): 221-231.

Liu, S. S., Wang, X. G., Guo, S. J., He H. J. Shi, H. Z. (2000). Seasonal abundance of the parasitoid complex associated with the diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) in Hangzhou, China. *Bulletin of Entomological Research*, 90: 221-231.

Logan, J. A., Wollkind, D. J., Hoyt, S. C., Tanigoshi, L. K. (1976). An analytic model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. *Environmental Entomology*, 5(6), 1133-1140.

MacMillan, H. A., Andersen, J. L., Davies, S. A., Overgaard, J. (2015). The capacity to maintain ion and water homeostasis underlies interspecific variation in *Drosophila* cold tolerance. *Scientific reports*, 5(1), 1-11.

Mahmoudvand, M., Garjan, A. S., Abbasipour, H. (2009). Toxicity of neurotoxin insecticides on Diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lep.: Plutellidae). In: *Proceeding of the 6th Asia-Pacific Congress of Entomology*, Beijing, China. pp. 68-69.

Mangeaud, A., DH, E. P. (2018). R-Medic. Un programa de análisis estadísticos sencillo e intuitivo. *Methodo Investigación Aplicada a las Ciencias Biológicas*, 3(1).

Marchioro, C. A., Foerster, L. A. (2011). Development and survival of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Yponomeutidae) as a function of temperature: effect on the number of generations in tropical and subtropical regions. *Neotropical Entomology*, 40, 533-541.

Marchioro, C. A., Foerster, L. A. (2016). Biotic factors are more important than abiotic factors in regulating the abundance of *Plutella xylostella* L., in Southern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 60, 328-333.

Marco, V. (2001). Modelización de la tasa de desarrollo de insectos en función de la temperatura. Aplicación al manejo integrado de plagas mediante el método de grados-día. Boletín N°28, Sociedad Entomológica Aragonesa, España. -150 p.

Mironidis, G. K., Savopoulou-Soultani, M. (2014). Desarrollo, supervivencia y reproducción de *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) bajo temperaturas constantes y alternas. *Entomología ambiental*, 37 (1), 16-28.

Mohandass, S., Zalucki, M. P. (2004) DBM development: are we measuring the right temperatures?, pp. 117±122. In *The Management of Diamondback Moth and Other Crucifer Pests. Proceedings of the Fourth International Workshop on Management of the Diamondback Moth and Other Crucifer Pests*. Department of Natural Resources and Environment. Melbourne, Australia.

Mora Padilla, M. D., Vamosy, M. (1990). Evaluación de alternativas de manejo de *Plutella xylostella* L. en el cultivo de repollo (*Brassica oleracea* var. *capitata*) en Honduras. Tesis doctoral, Escuela Agrícola Panamericana, Universidad Zamorano, Honduras. 127 p.

Munir, S., Dosdall, L. M., O'Donovan, J. T. (2015). Evolutionary ecology of diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) and *Diadegma insulare* (Cresson) in North America: A review. *Annual Research & Review in Biology*, 189-206.

Ngowi, B. V., Tonnang, H. E., Mwangi, E. M., Johansson, T., Ambale, J., Ndegwa, P. N., Subramanian, S. (2017). Temperature-dependent phenology of *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae): Simulation and visualization of current and future distributions along the Eastern Afromontane. *PLoS One*, 12(3), e0173590.

Nicholls, C. I., Altieri, M. A. (2004). Control biológico en agroecosistemas mediante el manejo de insectos entomófagos. *Agroecología y Desarrollo*, CLADES, no. especial, 11/12 de noviembre de 1997, <http://www.clades.cl/revistas/1112/rev11agro1.htm>. Ultimo acceso 17 de junio de 2020.

Prédes, R. C., De Silva, P. P., de Araujo-Júnior, J. X., de Lima, I. S., de Paula, J. E., Goulart Sant' Ana, A. E. (2008). Mortality of *Plutella xylostella* larvae treated with *Aspidosperma pyriformis* ethanol extracts. *Pesquisa agropecuária brasileira*, Brasília, 43(12):1813-1816.

Rebaudo, F., Rabhi, V. B. (2018). Modeling temperature-dependent development rate and phenology in insects: review of major developments, challenges, and future directions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 166(8): 607-617.

Roy, M., Brodeur, J., Cloutier, C. (2002). Relationship between temperature and developmental rate of *Stethorus punctillum* (Coleoptera: Coccinellidae) and its prey *Tetranychus mcdanieli* (Acarina: Tetranychidae). *Environmental Entomology*, 31(1): 177-187.

Rueda, A., A. Shelton, (1996). La palomilla dorso de diamante (DDM). Publicación de la Universidad de Cornell, 9 pp.

Saeed, S., Jaleel, W., Naqqash, M. N., Saeed, Q., Zaka, S. M., Sarwar, Z. M., Sharma, G. K. (2018). Fitness parameters of *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera; Plutellidae) at four constant temperatures by using age-stage, two-sex life tables. *Saudi journal of biological sciences*, 26(7): 1661-1667.

Sances, F. (1997). Grower loss research report. Report on file in the California Department of Pesticide Registration. The Alliance for Alternative Agriculture.

Sánchez Martínez, R., Vázquez, L., Luconsejer, J., Maciel, R., Concepciónaseso, J., Otero Colina, G., Moreno, D. S. (2000). Respuesta de la palomilla dorso de diamante, *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae), a la exposición de la floxina. [TESIS]. Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Instituto de Fitosanidad, Especialidad en Entomología y Acarología. Montecillo, Texcoco, Estado de México

Sarfraz, M., Dossall, L. M., Keddie, B. A. (2006). Diamondback moth-host plant interactions: implications for pest management. *Crop Protection* 25 (7): 625-639.

Sarnthoy, O., Keinmeesuke, P., Sinchaisri, N., Nakasuji, F. (1989). Development and reproductive rate of the diamondback moth *Plutella xylostella* from Thailand. *Appl. Entomology and Zoology*. 24: 202-206. Sharpe, P.J.H., G. L. Curry, D.W.

Scoble, M. J. (1992). *The Lepidoptera. Form, function and diversity*. Oxford University Press, Oxford, 404 pp

Servicio Meteorológico Nacional. (1992). Estadísticas climatológicas 1981–1990. Fuerza Aérea Argentina, Buenos Aires, Argentina. 709 p.

Shirai, Y. (2000). Tolerancia a la temperatura de la polilla del dorso de diamante, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Yponomeutidae) en las regiones tropicales y templadas de Asia. *Boletín de Investigaciones Entomológicas*, 90 (4): 357-364.

StatSoft, Inc. (2011). STATISTICA (data analysis software system), version 10. www.statsoft.com.

Talekar, N. S., Shelton, A. M. (1993). Biology, ecology, and management of the diamondback moth. *Annual Review of Entomology*, 38: 275-301.

Taylor, F. (1981). Ecology and evolution of physiological time in insects. *The American Naturalist*, 117(1): 1-23.

Trudgill, D. L. (1995) Why do tropical poikilothermic organisms tend to have higher threshold temperature for development than temperate ones? *Functional Ecology* 9: 136-137.

Ulmer, B., Gillot, C. Woods, D., Erlandson, M. (2002). Diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.), feeding and oviposition preferences on glossy and waxy *Brassica rapa* (L.) lines. *Crop Protection*, 21: 327-331.

Umeya, K., Yamada, H. (1973) Threshold temperature and thermal constants for development of the diamondback moth, *Plutella xylostella* L., with reference to their local differences. *Jpn J Appl Entomology and Zoology* 17: 19-24.

Uvarov, B. P. (1931) Insects and climate. *Ecological Entomology* 79: 1–232.

Waldbauer, G. P. (1978). Phenological adaptation and the polymodal emergence patterns of insects. In *Evolution of insect migration and diapause* (pp. 127-144). Springer, New York, NY.

Warwick, S. I., Francis, A., Al-Shehbaz, I. A. (2006). Brassicaceae: species checklist and database on CD-Rom. *Plant Systematics and Evolution*, 259(2): 249-258

Xing, K., Ma, C. S., Zhao, F., Han, J. C. (2015). Effects of large temperature fluctuations on hatching and subsequent development of the diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). *Florida Entomologist*, 98(2): 651-659.

You, M., Yue, Z., He, W., Yang, X., Yang, G., Xie, M., Wang, J. (2013). A heterozygous moth genome provides insights into herbivory and detoxification. *Nature genetics*, 45(2): 220-225.